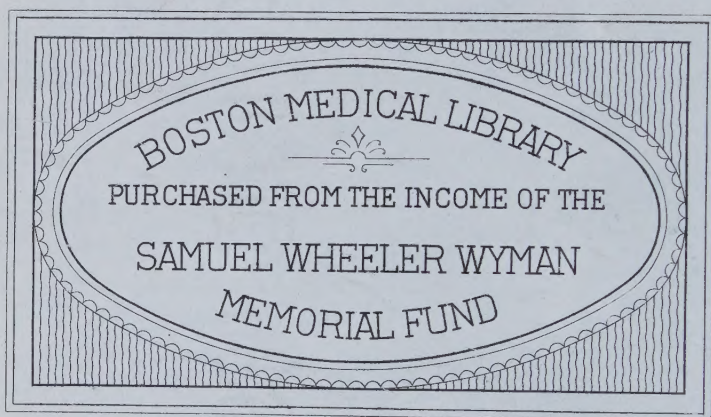


COUNTWAY LIBRARY



HC 4M62 K



BOSTON MEDICAL LIBRARY

PURCHASED FROM THE INCOME OF THE

SAMUEL WHEELER WYMAN

MEMORIAL FUND

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ETIENNE DE ROUVILLE

Chef des Travaux de Zoologie à la Faculté des Sciences
de l'Université de Montpellier

1^{re} THÈSE. — DU TISSU CONJONCTIF COMME RÉGÉNÉRATEUR DES
ÉPITHÉLIUMS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 3 Avril 1900, devant la Commission d'Examen

MM. G. BONNIER..... *Président.*

A. GIARD.....
CH. VÉLAIN..... } *Examineurs.*

MONTPELLIER

IMPRIMERIE DELORD-BOEHM ET MARTIAL

IMPRIMEURS DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES ET LETTRES

1900

OCT 26 1921

LIBRARY

37696

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

18659 1/4
MM.Doyen..... Gaston DARBOUX, *Professeur*. Géométrie supérieure.*Professeur honoraire*.. Ch. HERMITE.

	DE LACAZE-DUTHIERS..	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	TROOST	Chimie.
	LIPPMANN.....	Physique.
	HAUTEFEUILLE.....	Minéralogie.
	BOUTY.....	Physique.
	APPELL.....	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX.....	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ.....	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD.....	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ.....	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
<i>Professeurs</i>	Yves DELAGE.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	Gaston BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE.....	Physiologie.
	DITTE.....	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS.....	Géologie.
	GIARD.....	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF.....	Astronomie physique.
	KÖNIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN.....	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	CHATIN.....	Histologie.
	PELLAT.....	Physique.
	HALLÉ.....	Chimie organique.
<i>Professeurs adjoints</i> ..	{ PUISEUX.....	Mécanique et Astronomie.
	{ RIBAN.....	Chimie analytique.
	{ RAFFY.....	Analyse et Mécanique.
<i>Secrétaire</i>	FOUSSEREAU.	

DU TISSU CONJONCTIF

COMME

RÉGÉNÉRATEUR DES ÉPITHELIUMS

« 1) *Le tissu conjonctif continue plus ou moins, dans le cours de la vie, à être la matrice d'où sortent les éléments des autres tissus.... C'est un blastoderme post-embryonnaire.*

» 2) *Les épithéliums ne sont, du moins dans bien des cas, que la forme limitante des surfaces libres du tissu conjonctif* ».

A. SABATIER (*Essai sur la Vie et la Mort*, 1893).

A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE

E. DE ROUVILLE.

A MON PÈRE

MONSIEUR PAUL DE ROUVILLE

DOYEN HONORAIRE DE LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

*Puissé-je, mon cher père, atteindre
le noble but que je me propose, de conser-
ver à ton nom la réputation d'honneur
et de probité scientifique dont tous tes
enfants sont si légitimement fiers!*

E. DE ROUVILLE.

A MONSIEUR ARMAND SABATIER

CORRESPONDANT DE L'INSTITUT

DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

FONDATEUR ET DIRECTEUR DE LA STATION ZOOLOGIQUE DE CETTE

Mon cher Maître, vous m'avez conduit par la main dès mon entrée dans la carrière scientifique, jusqu'au jour où vous m'avez mis à même de faire les premiers pas dans la voie des recherches personnelles.

Puissent ces premiers résultats n'être pas indignes des savantes leçons du Professeur et de la direction bienveillante du parent affectionné !

E. DE ROUVILLE.

A MONSIEUR ALFRED GIARD

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Hommage respectueux.

E. DE ROUVILLE.

AVANT-PROPOS

C'est à l'Institut de zoologie de l'Université de Montpellier et à la Station maritime de Cette que j'ai, depuis plusieurs années, poursuivi les recherches dont je publie aujourd'hui les résultats.

Les innombrables obstacles qui s'élèvent à chaque instant sous les pas de celui qui débute dans les recherches scientifiques m'ont été d'ailleurs, en grande partie, épargnés, grâce à l'accueil bienveillant et à la savante direction que tout naturaliste est sûr de trouver auprès de M. le professeur Armand Sabatier, doyen de la Faculté des Sciences de Montpellier, directeur de la Station maritime de Cette.

C'est par ce savant, dont j'ai été l'élève et le préparateur, que m'a été inspiré le sujet de ce Mémoire.

Je n'ai eu aussi qu'à me louer des savants conseils que m'a prodigués M. le professeur Soulier.

Mais l'Université de Montpellier n'est pas ma seule créancière, et je serais ingrat si je taisais tout ce que je dois aux Universités de Leipzig et de Munich.

Un séjour de deux années en Allemagne m'a permis de

m'initier à la technique microscopique dans le laboratoire du regretté Leuckart et des éminents professeurs von Kupffer, R. Hertwig et Boveri.

J'adresse, en terminant, mes sincères remerciements à l'Association française pour l'avancement des Sciences, qui a bien voulu m'honorer d'une subvention en vue de la publication de cette thèse.

DU TISSU CONJONCTIF

COMME

RÉGÉNÉRATEUR DES ÉPITHÉLIUMS

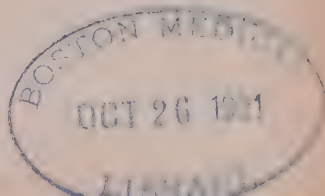
INTRODUCTION

La question de la genèse des épithéliums a, nous le verrons, provoqué, dans ces dernières années, un très grand nombre de travaux ; c'est une question à l'ordre du jour.

Les auteurs ont, avec un soin scrupuleux, étudié la cellule épithéliale ; ils l'ont suivie dans son évolution, et ont observé en elle une division nucléaire souvent très active.

Préoccupés du problème de la régénération des épithéliums, tous ou presque tous sont arrivés à cette conclusion : que l'épithélium est toujours capable de se régénérer par lui-même ; en d'autres termes, que, dans ce tissu, une « cellule de remplacement » a invariablement pour origine une cellule épithéliale préexistante dont elle dérive par division, le plus souvent indirecte.

Qu'il s'agisse d'une rénovation pathologique ou physiologique, les histologistes contemporains s'accordent à ne jamais trouver ailleurs que dans l'épithélium la source de cette néo-formation.



A de très rares exceptions près, ils ne se sont jamais demandé si un épithélium ne pouvait pas trouver un auxiliaire dans un tissu autre que lui, dans le tissu conjonctif sous-jacent, par exemple.

C'est justement sur ce dernier problème qu'ont porté mes recherches ¹.

Dans ses travaux antérieurs, mon savant Maître, M. le professeur Sabatier, avait, à maintes reprises, reconnu des relations souvent très étroites entre les épithéliums et le tissu conjonctif. Ce fait m'a aussi frappé, et je suis convaincu que, dans certains cas, il existe entre ces deux tissus d'ordre différent un rapport de cause à effet, le tissu conjonctif pénétrant entre les cellules épithéliales placées au-dessus de lui, et étant capable de « faire de l'épithélium ».

C'est d'ailleurs l'opinion qu'émettait avant moi M. le professeur Sabatier, lorsqu'il écrivait : « Les épithéliums ne sont, » du moins dans bien des cas, que la forme limitante des » surfaces libres du tissu conjonctif ».

Voici le plan que je suivrai dans cette étude :

Je passerai tout d'abord en revue les travaux les plus importants ayant trait au sujet de la genèse des épithéliums ; puis, je m'occuperai de la technique employée dans mes recherches, et exposerai ensuite les résultats ² auxquels je suis arrivé. J'aurai alors l'occasion de soulever trois ques-

¹ J'ai tout spécialement étudié sous ce point de vue le tube digestif de *Diogenes varians*, de *Paguristes meticulosus*, d'*Eupagurus striatus*, de *Scyllarus arctus* et d'*Astacus fluviatilis* parmi les Crustacés ; celui d'*Hydrophilus piceus*, d'*Acridium Egyptium* et de *Melolontha vulgaris*, parmi les Insectes ; j'ai aussi mis à contribution l'intestin de *Triton*, de *Rana* et de *Lacerta viridis*. J'ai ensuite examiné l'épithélium de la vessie du Lapin, du Mouton et de la Vache, celui de l'uretère de la Vache, et enfin l'épithélium utérin de la Souris et du Cobaye.

² J'ai communiqué une partie de ces résultats à l'Académie des Sciences et des Lettres de Montpellier, à l'Association Française pour l'avancement des Sciences et à l'Institut.

tions très intéressantes, à chacune desquelles je consacrerai un certain développement, immédiatement avant d'énoncer mes conclusions générales.

Ces trois questions sont les suivantes :

- 1° La valeur relative de la *mitose* et de l'*amitose* ;
 - 2° Le rôle de la *membrane basale* ;
 - 3° La *spécificité cellulaire*.
-

CHAPITRE PREMIER

Technique.

J'ai toujours eu le soin de n'étudier que des tissus tout à fait frais que j'enlevais de l'animal vivant et sain pour les porter immédiatement dans les liquides fixateurs.

C'est là une précaution que je considère comme essentielle, vu l'extrême délicatesse des épithéliums et la rapidité avec laquelle ils se détériorent.

Fixateurs. — Comme fixateurs j'ai employé le liquide de Müller, le sublimé, la liqueur de Flemming (suivant les deux formules connues), etc.; un liquide qui m'a donné d'excellents résultats est le liquide de Roule, qui est un mélange de sublimé et d'acide acétique (80 cent. cubes d'une solution aqueuse concentrée de sublimé pour 20 cent. cubes d'acide acétique cristallisé). J'ai employé cette solution, soit dans ces proportions, soit en l'additionnant de son volume d'eau; dans le premier cas, de petits fragments d'intestin, par exemple, y séjournaient d'un quart d'heure à une demi-heure; dans le second cas, ils pouvaient y rester une ou deux heures, ou même plus, sans le moindre inconvénient.

Une fois fixés, les tissus étaient lavés pendant quelques minutes dans un courant d'eau; après quoi, ils passaient dans l'alcool à 70° et, successivement, dans les alcools à

80°, 90° et 100°. Après un séjour de deux à trois heures dans le xylol, je plaçais ces tissus dans l'étuve, où ils restaient pendant le même temps plongés dans un mélange à parties égales de xylol et de paraffine.

Enfin venait un séjour de trois à quatre heures dans la paraffine pure, (toujours dans l'étuve). J'effectuais alors mes coupes à l'aide du microtome de Jung.

Colorants. — J'ai eu recours, dans mes recherches, aux colorations en masse et aux colorations en coupes ; je me suis surtout bien trouvé de ces dernières. J'ai employé le carmin boraté, le carmin aluné, l'hématoxyline et les différentes couleurs d'aniline.

La double coloration par l'hématoxyline et l'éosine a, d'après moi, le double avantage d'être très rapide et de donner une éléction très nette ; je dis que l'action de ce mélange est très rapide, ce qui n'empêche pas d'arriver, avec un peu d'expérience, à tirer facilement un très bon parti de solutions concentrées d'hématoxyline et d'éosine.

Les coupes collées sur le porte-objet (j'ai principalement en vue, ici, les tissus fixés par le mélange de sublimé et d'acide acétique) séjournaient de deux à trois minutes à peine dans l'hématoxyline [H. de Delafield] et, après un court lavage à l'eau, restaient de une à deux minutes dans l'éosine. Je lavais alors dans l'alcool faible et passais ensuite aux alcools plus forts.

Ces deux colorants étant très énergiques, il est prudent de vérifier les coupes sous le microscope pendant l'acte de la coloration, et de juger ainsi du moment précis où il faut procéder à leur lavage.

Je citerai aussi comme un excellent colorant du noyau le Paracarmin de Paul Mayer ; il possède une propriété qui le

rend très précieux : il se dissout dans l'alcool à 76°. Il colore très rapidement et il n'y a pas à craindre avec lui un excès de coloration. On lave les préparations en coupes ou en masse dans l'alcool à 70°.

Demi-dissociation. — L'alcool au tiers, à la condition de ne pas agir trop longtemps sur les tissus, permet d'obtenir chez ces derniers une *demi-dissociation* qui peut souvent être très instructive. Les éléments histologiques, tout en conservant leur situation respective, sont plus ou moins distincts entre eux, et il est alors possible de les étudier au double point de vue de leur forme et de leurs rapports. C'est ainsi que j'ai très nettement observé les relations étroites qui existent entre l'épithélium et le tissu conjonctif dans la vessie du lapin, cet organe ayant fait dans l'alcool au tiers un séjour de vingt heures.

CHAPITRE II

Historique.

On comprendra facilement que je n'aie pas l'intention de citer ici tous les travaux qui ont trait à l'étude de la régénération. Il faudrait des volumes pour exécuter un pareil programme, tant est vaste le sujet¹, et d'ailleurs, ce n'est pas ainsi que je comprends l'historique dans le cas spécial de mes recherches.

Je me propose de donner tous mes soins à l'analyse des Mémoires qui touchent de plus près à l'objet spécial de mes observations personnelles, et de m'étendre infiniment moins sur ceux qui n'ont avec celles-ci que des relations éloignées.

Je dois tout d'abord mettre en garde le lecteur contre certaines omissions qu'il pourrait mettre sur le compte d'oublis de ma part; me proposant de discuter dans trois chapitres spéciaux, en une sorte de trilogie, les trois sujets suivants: la division cellulaire, la membrane basale et la spécificité cellulaire, j'ai cru bon d'accompagner chacun d'eux d'un historique spécial; aussi ne ferai-je parfois que glisser sur des travaux même très importants qui trouveront en leur place le développement qui leur convient, et devront alors seulement attirer plus spécialement mon attention.

¹ On trouvera une excellente et très complète revue générale de la régénération dans les « *Ergebnisse* » de Martel et Bonnet (1891-1897).

Dans un Mémoire sur l'épithélium des voies urinaires, BURCKHARDT rappelle, en 1859, que VIRCHOW a, dans sa pathologie cellulaire, attribué aux cellules épithéliales une double origine : le tissu épithélial lui-même et le tissu conjonctif.

« Virchow sagt dass die vorhandenen Epithelzellen entweder von alten Zellen, oder vom Bindegewebe darunter sich entwickeln müssen », et il ajoute que, en effet, il lui a été souvent bien difficile de faire une distinction nette entre les cellules conjonctives et épithéliales de la région intermédiaire entre les deux tissus :

« Und in der That vermag man an Praeparaten normaler Zustaende meist nicht zu bestimmen, ob die Bindegewebszellen der Schleimhaut und die tiefsten Epithelzellen nur in ihrer Anlage als Zellen gleich sind, aber sich dann nach verschiedenen Seiten entwickelt haben, oder ob auch spaeterhin beide auf der naemlichen Stufe stehen, so dass von ersteren ein directer Uebergang in letztere geschehen kann. Vorzueglich pathologische Zustaende sind es, die einen noethigen, auf letztere Seite zu treten ».

En 1880, AD. HAMBURGER déclare que, dans l'uretère, la régénération de l'épithélium se fait par les éléments du tissu conjonctif, chose d'autant plus probable que jamais on ne voit une membrane basale séparant le tissu conjonctif de l'épithélium.

« Nach den erhaltenen Bildern, halte ich es für sehr wahrscheinlich dass diese Zellen (des cellules conjonctives) hier zu Epithelzellen werden, woraus folgen würde dass im Harnleiter die Regeneration des Epithels von den Bindegewebszellen ausgeht, was auch deshalb moeglich ist, weil ich zwischen Epithel und Bindegewebe nirgends eine Basalmenbran sah ».

Quatre ans plus tard, BELTZOW, étudiant la régénération de l'épithélium de la vessie, constate que, dans l'excitation chimique ou mécanique de la muqueuse vésicale, on voit, au sein du tissu conjonctif sous-épithélial, se manifester des phénomènes d'irritation, et principalement au voisinage de la couche épithéliale : de nombreux vaisseaux y apparaissent, entourés de jeunes éléments cellulaires.

Le tissu conjonctif jouerait donc, d'après Beltzow, un certain rôle dans la rénovation de l'épithélium vésical.

FRENZEL, en 1885, rappelle que dans ses recherches antérieures sur la glande hépatopancréatique des Crustacés et des Mollusques, il avait en vain essayé d'expliquer la régénération épithéliale ; il ne put découvrir de divisions indirectes du noyau que chez *Phoronima*. Il est arrivé à de meilleurs résultats avec l'intestin des Décapodes et, en particulier, avec des écrevisses pêchées pendant l'été.

Il pense avoir assez de preuves pour pouvoir avancer que, dans les plus jeunes cellules épithéliales (cellules de remplacement ou cellules-mères), a lieu une division nucléaire semblable à la division directe.... « dass in den jüngsten Epithelzellen (Ersatz — oder Mutterzellen) eine der direkten ähnliche Kernteilung vor sich gehe, und dass mit dieser eine Zellteilung verbunden sei..... »

Il ne se préoccupe, d'ailleurs, nullement de l'origine de ces petites cellules-mères. Dans un second article (1886), le même auteur s'occupe de « l'intestin moyen des Insectes et de la régénération épithéliale ».

Il décrit de petites cellules basales entre les extrémités inférieures des cellules de l'épithélium ; pour lui, ces dernières, dans l'intestin moyen des insectes,.... se multiplient par division nucléaire directe (amitotique) ; les cellules

glandulaires spécifiques des cryptes, au contraire, par division nucléaire indirecte (mitotique).

« Die eigentlichen Epithelzellen im Mitteldarm der Insekten... pflanzen sich auf dem Wege der direkten (amitotischen) Kernteilung fort, während die spezifischen Drüsenzellen der Krypten sich auf dem Wege der indirekten (mitotischen) Kernteilung vermehren ».

R. HEIDENHAIN publiait, en 1888, dans les *Archives de Pflüger* un résumé sur l'histologie et la physiologie de la muqueuse de l'intestin grêle. Il a observé de nombreuses mitoses dans les cellules des cryptes, et conclut de son examen que ces divisions sont en rapport avec une néo-formation de cellules épithéliales. Il se demande quelles sont les cellules qui ont besoin d'être remplacées, puisque dans les glandes on ne constate aucune chute d'éléments.

« On sait que les cellules situées au sommet des saillies de l'épithélium s'usent et tombent en grand nombre, dit-il, mais alors il faudrait émettre l'hypothèse, un peu étrange, d'après laquelle ces pertes seraient réparées par les nouvelles cellules situées dans les cryptes, qui chemineraient ainsi et parcourraient dans ce but une très grande distance ».

« Andererseits ist ohne Frage, dass die auf der Höhe der Schleimhautverlängerungen stehenden Epithelialzellen zahlreich zu Grunde gehen. Man koennte deshalb auf den allerdings befremdlich erscheinenden Gedanken kommen, dass diese Verluste durch Nachrücken von Zellen aus der Tiefe gedeckt werden. Ich erkenne aber nicht die Schwierigkeiten, welche einer solchen Annahme entgegenstehen ».

BIZZOZERO, dans un article sur les glandes en tube de l'intestin (1889), déclare que le fait de la présence de nombreuses mitoses dans ces organes, coïncidant avec leur

absence presque totale dans l'épithélium intestinal, lui avait déjà, en 1887, fait penser que ces divisions étaient en rapport avec le remplacement des cellules épithéliales. La régénération de l'épithélium n'aurait donc pas son siège dans cet épithélium même, mais dans ces glandes en tube.

« Die Regeneration dieses Epithels würde also nicht in dem Epithel selbst stattfinden, sondern in den schlauchförmigen Drüsen ».

L'auteur s'occupe d'abord des glandes du rectum et du côlon chez le lapin.

1° *Glandes rectales*. — Les glandes sont courtes, à peu près toutes de la même longueur, et très rapprochées les unes des autres. Il y distingue deux sortes d'éléments : les cellules protoplasmiques et les cellules muqueuses.

L'épithélium superficiel de l'intestin est un épithélium simple et cylindrique ; ses cellules se distinguent très nettement de la muqueuse, dans laquelle elles n'envoient jamais de prolongements.

Bizzozero insiste sur la région supérieure des glandes, et observe que les cellules qui revêtent le tiers supérieur ont des caractères communs à celles du tiers moyen et à celles de l'épithélium intestinal, de façon qu'il y a ainsi transition entre ces différents éléments ; il ajoute qu'on ne peut expliquer ces modifications successives des cellules qu'en admettant une évolution progressive des cellules du fond du cul-de-sac, et leur marche vers la surface libre de la muqueuse.

« Die abgestuften Veränderungen..... welche man an den schleimbereitenden Drüsen auf dem Wege vom Grunde des Blindsacks der Drüse bis zum Oberflächenepithel des Darmes beobachtet, kann man nur erklären, wenn man eine fortschreitende Evolution und ein Hinaufrücken dieser Zellen aus dem blinden Grunde bis zur freien Oberfläche der Mucosa annimmt ».

C'est dans le cul-de-sac des glandes que se trouvent les éléments les plus jeunes, et c'est aussi là qu'a lieu leur multiplication par mitose....

2° *Glandes du Côlon*. — L'épithélium de la surface ne présente jamais de mitoses. En revanche, les divisions indirectes sont relativement nombreuses dans les glandes, surtout dans le tiers inférieur (on en compte jusqu'à 5 dans certains culs-de-sac). Le savant italien formule la même conclusion que pour le rectum, et dans les mêmes termes.

L'année suivante, BALBIANI se préoccupait de la régénération de l'épithélium de l'intestin moyen des *Cryptops*. Voici comment il s'exprime à ce sujet :

« De même que tous les épithéliums stratifiés, l'épithélium de l'intestin moyen du *Cryptops* est dans un état de rénovation continue, les cellules anciennes se détruisant à la surface de cette couche, tandis que de nouvelles cellules naissent dans le fond et viennent remplacer les cellules disparues... Dans la partie la plus profonde de l'épithélium, immédiatement en contact avec la tunique propre, s'étend une couche renfermant de nombreux petits noyaux granuleux. Cette couche ne paraît pas formée de cellules délimitées les unes des autres; du moins, je n'ai pu réussir à y apercevoir des contours cellulaires; on peut se la représenter, soit comme formée de cellules confondues secondairement par leur protoplasme, soit comme une couche primitive de plasma, dans laquelle sont plongés de nombreux noyaux. Je la désignerai sous le nom de couche germinative..... Le premier indice de la régénération de l'épithélium est une saillie plus forte de la bosselure (la couche est, en effet, comme bosselée aux points correspondant aux noyaux), et une multiplication du noyau qu'elle contient. Ce noyau se divise d'abord en deux, puis en quatre noyaux nouveaux..... »

Je citerai, en 1891, trois Mémoires dûs à BARFURTH, ZIEGLER et VOM RATH, et enfin SOULIER.

Je me contente de reproduire ici les conclusions de BARFURTH :

1° Chaque tissu ne peut régénérer qu'un tissu de même espèce que lui ;

2° Toutes les régénérations ont pour origine les noyaux des éléments tissulaires préexistants ;

3° La régénération pathologique des tissus n'est qu'une régénération physiologique plus intense.

ZIEGLER et VOM RATH ont étudié la régénération chez les Arthropodes, en ayant surtout en vue la valeur que l'on doit attribuer aux différents modes de division. Comme nous le verrons plus tard (chap. IV), ils regardent la division directe comme ne pouvant jamais présider à une néo-formation.

SOULIER a assisté au passage, dans la couche épidermique de certaines Annélides, de cellules appartenant au tissu sous-épidermique. Comme j'aurai l'occasion de le dire dans la suite de ma thèse, l'auteur, qui attribue une origine ectodermique à la couche sous-épidermique elle-même, parle, en faisant allusion à elle, de « tissu conjonctif », à cause de la ressemblance qui existe entre ce tissu et les éléments qui la composent.

En 1892, BIZZOZERO décrit encore dans les glandes rectales de la souris (*Mus musculus*) les deux espèces de cellules protoplasmiques et muqueuses, les premières étant beaucoup plus nombreuses que les secondes ; il ne constate chez aucune de cas de mitose. Dans les glandes, les divisions indirectes sont très fréquentes : de cinq à huit dans chacune, et toutes se trouvent dans les trois cinquièmes inférieurs de la glande.

L'épithélium du rectum du chien reconnaît aussi pour

matrice l'épithélium des glandes en tube, et la preuve en est fournie : 1° par le fait que l'on passe insensiblement des cellules de la glande aux cellules épithéliales ; 2° par la présence exclusive des mitoses dans les glandes.

Mêmes modifications insensibles entre les éléments des deux régions dans les glandes duodénales du chien et de la souris ; mêmes mitoses nombreuses dans le cul-de-sac des glandes.

Dans son *Essai sur la vie et la mort*, SABATIER, en 1892, considère le tissu conjonctif comme présidant à la rénovation de beaucoup d'épithéliums, en sa qualité de tissu le moins différencié de l'organisme. Pour lui, d'ailleurs, l'épithélium n'est souvent que « la forme limitante des surfaces libres du tissu conjonctif ».

La même année, DUVAL essayait de résoudre le problème de la réparation de la muqueuse utérine après détachement du placenta chez les Rongeurs. « Chez la lapine, la plaie produite par ce détachement est immédiatement recouverte par la muqueuse voisine, qui glisse et vient revêtir la surface mise à nu, mais chez le rat et la souris, il reste toujours, au niveau de la plaie placentaire, une région que la muqueuse ne suffit pas à venir recouvrir. Il faut donc que là il y ait régénération de la muqueuse, de l'épithélium..... » et Duval est arrivé à cette conclusion que « les cellules épithéliales de la muqueuse utérine peuvent provenir de la transformation des cellules conjonctives du chorion de la muqueuse..... »

En 1893, poursuivant ses savantes recherches sur la régénération épithéliale, BIZZOZERO s'adresse à des animaux dont l'intestin ne possède pas de glandes en tube, par exemple le

Triton, et il se demande comment s'effectue la rénovation dans ce cas.

Cet intestin présente de nombreux replis, dans la région supérieure desquels il a en vain cherché des divisions cellulaires. Il a alors examiné la région occupant la moitié inférieure de ces mêmes replis : les cellules de cette dernière zone sont un peu plus petites, et, de plus, elles présentent quelques mitoses.

Toutefois ces dernières y sont exclusivement rares « *ausserst selten* » (sur 500 coupes totales de l'intestin du triton, l'auteur n'en a observé que 3).

Aussi n'est-ce pas là qu'il faut chercher une source de régénération. Cette source se trouve dans la partie profonde de la couche épithéliale.

Ici, on n'a plus affaire à un épithélium simple ; au-dessous des cellules cylindriques, on en voit d'autres en nombre variable : quelquefois rares, elles atteignent souvent un total considérable et, dans ce cas, font saillie dans le tissu conjonctif de la muqueuse sous forme de petits bourgeons. Ce sont là de vraies cellules de remplacement qui se divisent très activement suivant le mode indirect.

De ses observations, Bizzozero conclut que la régénération, dans l'intestin du Triton, ne s'opère que pour une faible part dans l'épithélium superficiel, mais qu'elle a son principal et presque unique siège dans les petites cellules placées soit à la base des cellules cylindriques, soit dans les saillies sous-épithéliales.

Dans l'intestin du lézard, l'épithélium est simple et cylindrique ; cependant, en certains endroits, et principalement à la base de ses replis, on distingue entre les extrémités inférieures des cellules cylindriques de petites cellules irrégulièrement polyédriques, et qui se divisent mitotiquement.

L'auteur voit en elles de vraies cellules de remplacement « wahre Ersatzzellen ».

L'intestin de la grenouille présente de grandes analogies avec celui du lézard : de nombreux replis, pas de glandes, l'épithélium formé d'une ou de plusieurs assises de cellules. Quant aux mitoses, on les rencontre aussi bien dans les cellules superficielles que dans les cellules profondes ; ces dernières sont, d'ailleurs, plus rares que chez le Triton, et ne constituent jamais de bourgeons sous-épithéliaux.

Un intestin qui présente le tableau le plus simple de régénération épithéliale est celui de la larve de *Petromyzon Planeri* : il ne possède, en effet, ni glandes, ni saillies sous-épithéliales, ni cellules de remplacement. Ce sont les cellules spécifiquement différenciées de l'épithélium simple qui président à ce phénomène. Cependant il faut dire que toutes les cellules épithéliales de cet intestin ne jouent pas ce rôle, qui est spécialement dévolu à un certain nombre d'entre elles situées dans des régions déterminées (Fornices).

Bizzozero ne s'est pas contenté d'étudier les Vertébrés ; il s'est aussi adressé aux Insectes.

1) *Hydrophilus piceus*. — C'est, pour cet histologiste, l'animal chez lequel il est le plus facile de prouver que l'épithélium intestinal dérive de l'épithélium des glandes en tube.

Suivons l'auteur dans les détails essentiels de sa description :

L'épithélium ne présente qu'une sorte de cellules, longues et prismatiques. Le noyau, situé vers le milieu du corps cellulaire, est imparfaitement ovale et montre des contours très nets. . . . Les cellules épithéliales reposent directement sur une membrane chitineuse, très riche en replis, mince, hyaline, homogène, et percée d'un grand nombre d'orifices régulièrement distribués, correspondant tous à autant

d'ouvertures de glandes. Au-dessous de cette membrane, se trouve, d'après Bizzozero, ce qu'il appelle un stroma de tissu conjonctif « Bindegewebsstroma », couche mince de substance homogène de laquelle la membrane chitineuse se sépare facilement. . .

L'auteur attire l'attention sur les glandes excessivement nombreuses, jusqu'à se toucher les unes les autres; elles sont piriformes, l'extrémité inférieure correspondant au cul-de-sac étant la zone la plus épaisse; elles sont en rapport, en haut, avec la base des cellules épithéliales. Leur lumière est très réduite, à cause du grand développement qu'ont pris les cellules épithéliales qui constituent leur paroi.

Dans le fond de ces glandes, les cellules sont petites, polyédriques. On constate souvent des mitoses dans leur sein (de 2 à 4 sur chaque coupe de 5 μ d'épaisseur).

Dans la région moyenne de ces organes, les éléments sont tellement allongés que ceux d'un côté arrivent au contact de ceux qui sont placés vis-à-vis eux.

Enfin, la région supérieure débute là où commence à exister la lumière de la glande pour se terminer à l'un des orifices de la membrane chitineuse.

Il est à remarquer que les cellules de cette région présentent déjà le plateau caractéristique des cellules épithéliales de l'intestin.

Aucune mitose dans l'épithélium intestinal; au contraire, de nombreuses mitoses dans les glandes; mais ces derniers organes sont séparés complètement de l'épithélium intestinal par la membrane chitineuse, et, de plus, il n'y a pas de canal intraépithélial correspondant à l'axe de l'orifice de cette dernière.

Or, voici ce qui se passe d'après Bizzozero: De temps en temps, l'épithélium intestinal tout entier tombe dans la

lumière de l'intestin, suivi dans sa chute de la membrane chitineuse. Les cellules des glandes, aidées par la contraction des muscles, glissent alors en se dirigeant vers l'intérieur de la cavité intestinale, finissent par l'atteindre, et se disposent alors à la place même qu'occupait l'ancien épithélium. A ce moment, en effet, les glandes sont beaucoup plus courtes qu'elles n'étaient tout à l'heure... L'épithélium intestinal a été régénéré, ou plutôt remplacé en totalité par l'épithélium des glandes en tube.

L'auteur rappelle, à ce propos, que l'ensemble de l'épithélium et de la membrane chitineuse se détache périodiquement, et à des intervalles assez rapprochés, chez l'hydrophile qui le rejette par l'anus sous la forme d'un petit tube élastique, blanchâtre, pouvant atteindre quelquefois plusieurs centimètres de long.

Bizzozero est ainsi amené à distinguer les phénomènes de régénération chez l'hydrophile de ceux des autres animaux étudiés par lui. Il relève ce fait intéressant qu'ici les cellules épithéliales de l'intestin ne se détachent pas et ne sont pas renouvelées séparément et isolément, mais que tout l'épithélium tombe à la fois dans la lumière intestinale, et est, d'un seul coup, régénéré.

« Der Hydrophilus unterscheidet sich also von den bisher studirten Thieren dadurch, dass waehrend im Darm dieser letzteren sich nacheinander einzelne Zellen abschuppen, bei ihm sich die Epithelschicht in ihrer Gesamtheit abschuppt und reproducirt. »

2) Dans l'intestin du *Hannelton*, aucun indice de division directe ou indirecte des cellules épithéliales ; mais, en regardant de plus près, on aperçoit de petits bourgeons sous-épithéliaux rappelant, quoique beaucoup moins développés qu'eux, les bourgeons du Triton. Ici encore, beaucoup de mitoses : donc c'est un champ de régénération.

3) Le *Ditique* a un intestin pourvu de riches poches en cul-de-sac (Bursae venticulares). Dans le fond seulement de ces dernières, se trouvent de jeunes cellules qui se divisent très activement par la voie indirecte; ce sont les cellules destinées à régénérer l'épithélium.

« Waehrend in dem den Darm und in dem die Taschen auskleidenden Epithel keine Spur von in Mitosis sich befindenden Elementen vorhanden ist, sind solche in dem jungen Epithel des blinden Endes sehr haeufig. »

Enfin, chez les Acridiens (*Pezotettix* et *Pachytylus*), Bizzozero a décrit des « bursæ ventriculares », qui sont autant de centres germinatifs (Keimcentren).

Dans une communication à l'Association française (1893), au sujet de l'origine conjonctive possible des petites cellules de remplacement dans l'intestin moyen des Crustacés Décapodes, j'écrivais: « Sur un grand nombre de mes coupes, j'ai en quelque sorte assisté au passage des noyaux du tissu conjonctif dans l'épithélium... en maints endroits, j'ai observé dans le voisinage de la membrane basale de semblables noyaux la refoulant vers cet épithélium.... Je conclus donc que les petites cellules-mères de l'épithélium ont leur origine dans le tissu sous-jacent... »

Dans la glande hépatopancréatique des Crustacés, il existe, on le sait, deux sortes de cellules, les « Fermentzellen » et les Fettzellen »; *Frenzel*, en 1893, a étudié le mode de rénovation des « Fettzellen », que l'on peut assimiler aux cellules épithéliales de l'intestin moyen. Pour lui, « les Fettzellen ont leur origine dans de petites cellules-mères situées dans la profondeur de l'épithélium et qui se divisent ». Au sujet de cette origine, il se contente de réfuter les trois opinions proposées par certains auteurs :

- 1) Les cellules-mères ne seraient autres que des globules du sang.
- 2) Elles proviendraient du tissu conjonctif sous-jacent.
- 3) Elles auraient leur source dans les noyaux de la membrane basale.

Il reconnaît, d'ailleurs, que les cellules du tissu conjonctif qu'il a observées et dessinées dans le voisinage immédiat de l'épithélium ressemblent, à s'y méprendre, aux jeunes cellules de remplacement « sic gleichen auf ein Haar den Mutterzellen », et conclut que l'origine des « Fettzellen » doit être attribuée aux petites cellules situées dans la profondeur de l'épithélium intestinal.

Dans ses recherches très fouillées sur la Spermatogénèse des Crustacés décapodes (1893), SABATIER arrive à la conclusion suivante, concernant l'origine des protospermatoblastes : Cette origine doit être cherchée dans les noyaux aplatis de la paroi conjonctive des culs-de-sac testiculaires. J'ajoute que, pour lui, la division directe joue un rôle très actif.

Au XI^e Congrès international de médecine, qui tint en 1894 ses assises à Rome, BIZZOZERO fit une communication très importante sur la régénération de l'organisme. Il déclare qu'on ne peut plus aujourd'hui discuter sur la question de savoir d'où dérivent les cellules épithéliales remplaçant celles qui tombent ; d'après lui, les travaux de Flemming ont prouvé que les nouvelles cellules épithéliales dérivait toujours de cellules épithéliales préexistantes.

« La scoperta della mitosi, pero, ha dato fine alla lunghissima controversia, se le cellule epiteliari originino da scissione delle preesistenti, o da trasformazione di cellule connettive, o da segmentazione ed organizzazione di una massa protoplasmatica. Infatti, dalle indagini specialmente di

Flemming venne dimostrato, che gli epitelijsi producono sempre per scissione cariocinetica di cellule epiteliali preesistenti ».

La même année, Strahl publiait un Mémoire sur l'utérus de la souris. Il n'est arrivé qu'à des conclusions de vraisemblance. Il constate qu'il manque des formes de passage entre les cellules conjonctives et épithéliales. Pour lui, la rénovation s'opère par glissement de l'épithélium.

Les conclusions de Duval, que nous avons mentionnées plus haut, sur l'origine des cellules de remplacement de l'épithélium utérin des Rongeurs, ont été vivement combattues, en 1895, par RATHCKE. Les cellules conjonctives ne joueraient pour ce savant aucun rôle dans la rénovation de l'épithélium, qui se régénérerait par glissement latéral de la muqueuse voisine.

Yves DELAGE (1895), dans son bel ouvrage sur l'« Hérédité », termine un chapitre consacré à la régénération accidentelle par ces lignes : « Longtemps on a voulu faire jouer un rôle important aux leucocytes. Ces éléments arrivent en effet en foule au niveau de la plaie, mais pour y jouer le rôle de phagocytes et détruire les débris de tissu incapables de reprendre vie. Fraise admet qu'elle se fait au moyen d'éléments préexistants ayant conservé un caractère embryonnaire ; mais il s'en faut de beaucoup que ces éléments aient été retrouvés partout où elle peut se produire. En somme, cette question est encore très obscure ».

M. CAULLERY, dans sa thèse sur les Ascidies composées (1895), a étudié de très près le développement du bourgeon, et a fait une intéressante comparaison avec le développement embryonnaire. Nous aurons l'occasion d'analyser ce travail dans notre chapitre sur la « Spécificité ».

En 1896, RENGEL a suivi les modifications de l'épithélium de *Tenebrio molitor* pendant la métamorphose. Il a comparé ses résultats avec ceux obtenus par d'autres auteurs chez les Muscides. Nous ne retiendrons de ce travail que ce qui intéresse plus spécialement la question de la régénération.

Chez des larves très jeunes de *Tenebrio*, on trouve déjà les cellules régénératrices, origine des cellules épithéliales de l'insecte parfait. Mais, dit Rengel, ces cellules ne donnent pas directement naissance au futur épithélium de l'imago ; ce n'est qu'au début de la métamorphose que l'on voit dériver d'elles les cellules épithéliales définitives de l'insecte sous la forme de différentes formations (als differente Gebilde).

Kowalevsky a aussi constaté, dans l'intestin moyen des larves de Muscides, et de très bonne heure, l'existence de petits îlots sous-épithéliaux de cellules embryonnaires destinées à devenir plus tard les cellules épithéliales de l'intestin ; d'après Ganin, ces cellules n'apparaîtraient que très peu de temps avant le stade chrysalide. Quant à l'origine des muscles de l'intestin de l'imago, elle est encore très discutée et reste à l'état de question ouverte (offene Frage).

Pour Rengel, il en serait des cellules musculaires comme des cellules régénératrices de l'épithélium. Un certain nombre d'entre elles subsisteraient et survivraient à la « révolution générale » de la métamorphose. Elles seraient ainsi une source de rénovation : les premières pour les muscles, les secondes pour l'épithélium.

En lisant *in extenso* ce travail de Rengel, on se rend compte que de nouvelles recherches sont encore nécessaires, qui pourront seules apporter une solution définitive à un certain nombre de problèmes encore discutés.

Dans la Spermatogénèse des Sélaciens étudiée par SABATIER

en 1896, l'auteur fait encore jouer un très grand rôle au tissu conjonctif, qui formerait à lui seul les « blastèmes et nids de germes de remplacement ». Il y a, d'ailleurs, grande analogie entre les Sélaciens et les Décapodes en ce qui concerne l'origine des proto-spermatoblastes.

La même année, j'adressais une Note à l'Institut sur « la régénération de l'épithélium vésical ». J'y disais : « Un examen attentif de coupes bien transversales permet d'établir des relations remarquables entre les éléments épithéliaux et les éléments conjonctifs ; on passe graduellement des uns aux autres par toutes les formes de transition désirables, si l'on parcourt la coupe en allant du chorion vers la couche profonde de l'épithélium.... En résumé, aucune limite nette entre le tissu conjonctif et l'épithélium, mais passage insensible du premier au second. . . »

Dans les cas de régénération de l'intestin antérieur et terminal que Rievel a étudiés chez quelques Annélides, il y a souvent contradiction entre la régénération et le développement embryonnaire. J'insisterai sur ses expériences dans le chapitre que je consacrerai à la spécificité des feuilletts blastodermiques.

MATHIAS DUVAL, dans son *Précis d'Histologie* de 1897, écrit : « La rénovation des épithéliums se fait par multiplication de cellules qui ont les caractères d'éléments plus jeunes et qui se divisent par caryocinèse. Le processus est toujours le même, mais la situation de ces cellules jeunes varie, et par suite varie aussi le mode de rénovation selon l'espèce d'épithélium. . . Ces cellules plus jeunes (cas des endothéliums), après multiplication, s'étalent et deviennent larges et plates comme leurs voisins, mais il en reste toujours une

qui continue à être un centre de multiplication, c'est-à-dire de rénovation. . . »

SABATIER et moi, dans une Note à l'Institut de 1898, sur « la Genèse des épithéliums », déclarions : « Pour nous, il n'y a pas antagonisme entre les tissus conjonctif et épithélial ; bien au contraire, nous croyons fermement que la cellule conjonctive peut se transformer en cellule épithéliale. »

Je citerai enfin la thèse de MICHEL sur la « régénération des Annélides » (1898), sans insister, car j'aurai à lui faire quelques emprunts dans la suite, au sujet de la comparaison des développements embryonnaire et régénératif.

CHAPITRE III

Observations personnelles

Je vais exposer aussi nettement et aussi simplement que possible les résultats auxquels m'ont conduit mes recherches. Il s'agit d'établir la nature des relations qui m'ont paru exister entre certains épithéliums et le tissu conjonctif sous-jacent.

Je vais donc attirer l'attention du lecteur sur la région intermédiaire entre ces deux tissus, qu'il s'agisse de l'intestin, de l'estomac, du foie, de la vessie ou de l'utérus.

Je commencerai par l'étude des Arthropodes, dont l'intestin nous montrera de superbes cellules épithéliales de grande dimension, aux noyaux remarquablement gros, très favorables par conséquent à l'examen microscopique.

Et d'abord, examinons une coupe transversale faite dans l'intestin moyen de l'*Astacus fluviatilis* (Pl. I, fig. 10).

Comme on le voit, on a affaire ici à un épithélium simple, cylindrique, absolument typique. Les cellules en sont allongées, contenant un long noyau, qui mesure jusqu'à 20 μ . suivant un grand axe, et un protoplasme finement granuleux; les noyaux se colorent très vivement à l'hématoxyline; le protoplasme est très sensible à l'éosine; cet ensemble coloré fournit une préparation tout à fait merveilleuse qui enchante l'œil.

Constatons tout de suite une très grande ressemblance, non seulement comme dimensions (de 8 à 9 μ .), mais aussi comme structure entre les noyaux de l'épithélium et les noyaux du tissu conjonctif. Il est très intéressant de faire cette constatation : la figure 4 de la planche I représente la zone intermédiaire entre l'épithélium et le tissu conjonctif ; on voit à gauche et au-dessous de la membrane basale une petite cellule avec un noyau entouré de sa zone claire caractéristique ; à droite, au-dessous de la membrane, j'ai dessiné à la chambre claire trois noyaux conjonctifs rappelant beaucoup le noyau de la cellule en question ; deux d'entre eux ont même taille que lui et sont très rapprochés de la basale ; je me contente, pour le moment, de faire remarquer que le tissu conjonctif, représenté par quelques fibres et ses trois éléments nucléaires, se trouve limité du côté de l'épithélium par une ligne convexe.

Cette disposition est quelquefois plus accusée ; il m'est souvent arrivé de voir la basale se moulant parfaitement sur le noyau conjonctif, comme l'indique la figure 7 de la même planche.

Un rapprochement à établir entre ces éléments appartenant cependant à deux tissus de nature et d'origine différentes m'a paru de très bonne heure devoir s'imposer à l'esprit de l'observateur.

J'ai donc opéré de nombreuses coupes de l'intestin moyen de l'*Astacus*, et j'ai ainsi fait de très nombreuses observations sur l'histologie de cet organe.

La plupart des cellules basales (pl. I; fig. 11) ont une forme sphérique, le noyau comme la cellule elle-même ; elles montrent une zone protoplasmique très claire entourant ce noyau qui occupe leur centre. Les noyaux conjonctifs ont souvent, de leur côté, dans les environs de l'épithélium, une forme parfaitement sphérique, comme on peut en juger

par ceux que j'ai représentés dans la figure 8 de la planche I.

Mais, jusqu'ici, ils se distinguent des cellules basales par ce caractère essentiel que ce sont des noyaux nus, je veux dire n'appartenant pas à une cellule et, par conséquent, ne possédant autour d'eux ni membrane cellulaire, ni zone protoplasmique claire. On comprendra facilement l'intérêt que devait présenter pour moi la constatation de semblables petites cellules complètes existant franchement dans la région conjonctive, et situées tout près de la membrane basale. La figure 10 de la planche I montre dans l'intestin moyen de l'*Astacus* six petites cellules basales et, au-dessous de la membrane, en plein tissu conjonctif, deux petites cellules absolument identiques aux précédentes et limitées, elles aussi, du côté de l'épithélium, par une ligne convexe; la figure 13 est très instructive à ce sujet. Je ne saurais trop insister sur cette observation, qui m'a paru très suggestive.

Résumons, avant de poursuivre, ce que nous venons de décrire.

Nous avons vu : 1° des noyaux conjonctifs nus, à limite épithéliale convexe; 2° de petites cellules à la base et à l'intérieur des grandes cellules épithéliales; 3° de semblables petites cellules à zone protoplasmique claire dans le tissu conjonctif, ces dernières à limite épithéliale également convexe.

La première conclusion à laquelle je suis naturellement amené est la suivante :

Il existe dans l'épithélium de l'intestin moyen de l'*Astacus* et dans le tissu conjonctif de cette même région des éléments identiques.

Or, nous savons quel est le rôle des petites cellules basales de l'épithélium; ce sont les cellules régénératrices de l'épithélium, encore appelées les « cellules de remplacement »

(Mutterzellen des Allemands). Frenzel, nous l'avons vu dans l'Historique, les a étudiées de très près, représentées très nettement chez *Dromia*¹ par exemple, et il a insisté sur leur rôle actif dans le remplacement des cellules épithéliales.

Dans la figure en question de son Mémoire de 1885, il a dessiné également nos petites cellules dans le tissu conjonctif, et, à leur propos, il écrit, nous l'avons déjà dit, dans son travail de 1893 que « ces petites cellules ressemblent d'une manière frappante aux cellules de remplacement », « sie gleichen auf ein Haar den Mutterzellen ».

Il est dès lors tout naturel d'émettre l'hypothèse que je soutenais dès 1893 au Congrès de l'Association française pour l'avancement des Sciences, à savoir que les cellules basales de l'épithélium ont pour origine les petites cellules à zone protoplasmique claire du tissu conjonctif.

Plusieurs objections me seront certainement adressées ; les uns me diront :

Mais prenez garde ! les cellules épithéliales de l'intestin moyen des Arthropodes et en particulier de l'*Astacus* ont une origine blastodermique différente de celle des petites cellules conjonctives ; il est *a priori* impossible qu'une cellule d'origine mésodermique puisse remplacer une cellule d'origine endodermique ; cela est contraire aux idées régnantes touchant la spécificité des feuilletts !

Je me contenterai, pour le moment, de répondre que cette règle mise ainsi en avant a déjà souffert quelques exceptions, comme on l'a vu dans le cours de l'Historique, et comme nous le répèterons, en insistant, dans le chapitre consacré par nous à la question de la « Spécificité ».

Une autre objection est possible. Et la membrane basale, me dira-t-on, qu'en faites-vous ? ne se trouve-t-elle pas

¹ *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 1885. Tom. XXV, Planche IX, fig. 30.

justement placée entre l'épithélium et le tissu conjonctif qu'elle sépare d'une manière parfaite ?

Comptant étudier plus loin la Basale, sous le double point de vue de sa nature et de sa valeur, je puis, d'ores et déjà, déclarer que de nombreuses observations m'ont prouvé que cette membrane est souvent très peu solide, n'opposant qu'un obstacle très surmontable aux cellules qui, tentant de passer du tissu conjonctif dans l'épithélium, arrivent facilement à la rompre, et que, même, elle manque assez souvent.

Une question délicate que je n'ai pu encore éclaircir, c'est l'origine de la zone protoplasmique claire autour des petits noyaux conjonctifs. Dans la figure 10 de la Planche I de ce travail, on voit, à côté des deux cellules conjonctives, de nombreux noyaux nus. Faut-il voir en elles de jeunes cellules conjonctives distinctes, ou ne peut-on pas attribuer à la couche protoplasmique une origine nucléaire, comme l'a avancé Sabatier pour d'autres tissus ? C'est, je le répète, une question qui reste ouverte.

Quoi qu'il en soit, cette origine conjonctive des jeunes cellules mères de l'épithélium ne me paraît pas douteuse. . . mais il y a plus :

Les cellules de remplacement se divisent très nettement suivant le mode direct (amitotique), comme le représente la figure 9 de la Planche I ; le noyau s'étrangle et la membrane également. Or les noyaux conjonctifs, eux aussi, se divisent ; les figures 2 et 6 de la même Planche montrent plusieurs phases de cette division, qui est également « directe ». Les éléments conjonctifs ne restent donc pas indifférents ; ils se divisent, et cette division est, me semble-t-il, une preuve même de leur activité.

Ce ne sont pas, d'ailleurs, seulement les éléments conjonctifs et les cellules de remplacement chez lesquels se

passent des phénomènes de division; des mitoses sont assez fréquentes dans les noyaux des cellules épithéliales, et souvent, tout près de la lumière intestinale (Pl. VI, fig. 13).

Dans cette même région de l'intestin moyen, on rencontre aussi dans l'épithélium des globules du sang. La figure 8 de la Planche VI montre, dessiné à la chambre claire, un globule qui fait saillie dans la cavité même de l'intestin.

On sait quelle grande part est prise par les globules du sang dans cet acte de la digestion; ce sont eux qui sont chargés d'aller puiser dans l'intestin les matières nutritives rendues assimilables par les liquides déversés dans les différentes parties du tube digestif; or, nous savons que l'intestin moyen (Mitteldarm) des Crustacés est la seule région intestinale privée de cuticule et, par conséquent, la région absorbante par excellence.

Quoi donc, dès lors, de plus naturel que de rencontrer des globules du sang dans l'intestin de nos Crustacés.

Dans un travail, datant de 1892, F. Heim¹ expose les résultats de ses expériences sur le phagocytisme des globules du sang des Crustacés Décapodes.

« Les globules sanguins joueraient-ils, chez les Crustacés, dans le phénomène de l'absorption, un rôle semblable à celui qu'on attribue aux globules sanguins chez les Vertébrés?

» L'absorption facile des gouttelettes huileuses (l'auteur fait ici allusion à une expérience antérieurement décrite) serait un fait favorable à la théorie. »

Je suis tout disposé à partager l'opinion de M. Heim et à conclure avec lui que « tout démontre que les globules sanguins des Crustacés sont identiques aux leucocytes des Vertébrés.

J'ai observé à plusieurs reprises des figures karyokinétiques

¹ F. Heim; *Etudes sur le sang des Crustacés décapodes*. Thèse de Paris, 1892.

dans des globules sanguins situés dans l'intestin moyen; certains même « en mitose » faisaient saillie dans la lumière; l'identité de ces globules était, par suite, bien démontrée, ce me semble.

Les auteurs allemands, qui se sont tout spécialement occupés du tube digestif chez les Décapodes, ont bien observé ces mitoses, mais aucun d'eux n'a cru avoir affaire à des globules; ils ont attribué ces divisions indirectes, soit à des noyaux de « cellules de remplacement » (Bizzozero, Ziegler, vom Rath), soit à des noyaux de « cellules présidant à la croissance du tissu épithélial » (Frenzel).

Pour moi, le fait de mitoses intéressant des noyaux de cellules « de remplacement » ou « d'accroissement », fait que j'ai aussi vérifié, n'exclut pas les mitoses de nos globules sanguins; j'ajoute qu'il est facile de donner de cette division une explication rationnelle.

Les éléments histologiques se trouvent là dans un tissu très riche en matières nutritives; ils y vivront d'une vie très active, et ces mitoses ne sont précisément, à notre avis, qu'une manifestation de cette grande activité.

Le deuxième organe que j'ai étudié dans l'*Astacus* est l'estomac d'un jeune individu fixé encore aux pattes abdominales de la mère (Pl. V; fig. 14). Je crois devoir, suivant le plan que je me suis tracé, ne pas m'étendre sur les détails, mais bien plutôt me contenter de relever dans ma coupe ce qui est vraiment essentiel à la thèse que je soutiens. Ici, impossible de distinguer de membrane basale. Pas de limite franche entre l'épithélium et le tissu conjonctif; au-dessous de l'épithélium, à gauche de la figure, on peut voir deux noyaux conjonctifs en contact avec les noyaux épithéliaux et, à droite, une continuité parfaite entre les tissus conjonctif et épithélial; certains des noyaux conjonctifs viennent de se diviser.

La glande hépatique (Hépatopancréas) de l'Astacus a fait aussi le sujet d'un examen, de ma part; je n'ai rien de particulier à dire sur la structure des « Fermentzellen » et des « Fettzellen » qui la composent; j'ai vérifié par mes coupes l'exactitude des observations faites sur cet organe, observations que j'ai analysées dans l'Historique; j'ai cru cependant bon de dessiner à la chambre claire une cellule hépatique qui a une forme peu commune (pl. V; fig. 4).

Je tiens simplement à attirer l'attention sur les figures 16 et 17 de la Planche V.

La première figure représente une faible région du foie d'un jeune Astacus récemment éclos. En *a*, j'ai dessiné une cellule basale située dans l'épithélium d'un acinus; en *b*, une cellule conjonctive, et en *c*, un noyau de la membrane au protoplasma très dense. Comme on le voit, la cellule basale *a* rappelle absolument une des cellules basales de l'épithélium de l'intestin moyen; son noyau est entouré d'une couche protoplasmique très mince, et l'on retrouve ici encore à côté d'elle et dans le tissu conjonctif une seconde petite cellule semblable, qui est destinée à devenir elle-même une cellule basale de l'épithélium hépatique. Cela n'a rien d'étonnant, étant donné qu'il existe une ressemblance frappante entre les Fettzellen et les cellules épithéliales de l'intestin moyen.

Quant au noyau *c*, il appartient nettement à la membrane basale, mais il est sensiblement plus gros que d'autres noyaux de la même membrane; son accroissement a même eu pour résultat le clivage de cette dernière. Il ne serait pas étonnant, selon moi, que, s'entourant d'une zone claire de protoplasme, il eût été destiné à se transformer en une cellule de remplacement.

C'est, d'ailleurs, un phénomène qui a été décrit par mon

Maitre, M. Sabatier, dans son Mémoire sur la Spermatogénèse des Crustacés : « Chez l'Astacus, on voit au début
» quelques-uns des noyaux aplatis de la paroi conjonctive
» du cul-de-sac testiculaire se segmenter par voie directe,
» puis grossir, devenir sphériques, et faire saillie dans la
» cavité du cul-de-sac.... ces noyaux aplatis deviennent des
» spermatoblastes. »

En examinant la figure 17, on voit qu'il y a identité entre un noyau conjonctif (*q*) et un noyau épithélial (*n*) de la glande digestive en question; de plus, on assiste à la division d'une petite cellule conjonctive près de la paroi d'un acinus.

Je termine cette étude histologique du Foie de l'Astacus par une dernière observation, concernant la présence, dans l'intérieur des cellules, de globules du sang tout comme dans l'intestin moyen; on doit, en effet, regarder les « Fetzellen » comme des auxiliaires des cellules intestinales.

Scyllarus arctus.

Le second Décapode que j'ai mis à contribution est le *Scyllarus arctus*, très abondant à Cette, et que je me suis ainsi procuré très facilement à la Station zoologique.

Chez ce Crustacé, je vais examiner des coupes faites dans l'intestin terminal et dans l'intestin moyen.

J'attire tout particulièrement l'attention sur les phénomènes que j'ai observés dans l'intestin terminal; les coupes opérées dans l'intestin moyen sont, elles aussi, intéressantes, mais ne nous apprennent rien que nous n'ayons déjà noté dans la même région du tube digestif de l'Astacus.

La figure 2 de la Planche IV représente une coupe totale de l'intestin terminal de *Scyllarus*; les contours de cet organe ont été dessinés à la chambre claire.

En allant de dedans en dehors, on rencontre d'abord une cuticule épaisse, au-dessous de laquelle se trouve un épithélium simple et cylindrique reposant sur une couche conjonctive très développée; puis, au sein de celle-ci, on voit des faisceaux musculaires longitudinaux, et enfin, vers l'extérieur, une couche de muscles circulaires.

Entrons dans les détails et étudions dans la même Planche les deux figures 5 et 9 dessinées à un plus fort grossissement.

Dans la figure 5, les cellules épithéliales ne sont pas en contact; c'est là un fait étrange, mais qui est incontestable; l'intervalle laissé libre entre deux cellules consécutives est occupé par les prolongements de fibres conjonctives; de plus, il n'y a pas trace de membrane basale.

Je me contente de noter en passant les ornements de la cuticule, mais j'insiste sur ces deux caractères particuliers de cet épithélium: la distinction très nette des éléments épithéliaux et l'absence de toute membrane basale. C'est là ce qui frappe tout d'abord l'œil du micrographe.

Passons maintenant à l'étude histologique du tissu conjonctif, et examinons la figure 9.

Ici, les cellules épithéliales sont au contact l'une de l'autre, du moins sur une assez grande étendue, car, à leur base, elles sont séparées, et atteignent alors des niveaux différents; mais la Basale n'existe pas plus que dans la figure 5. Le tissu conjonctif est, dirai-je, éminemment cellulaire; au premier abord, on voit surtout de nombreuses et grosses cellules qui le composent: entre ces dernières, cependant, on peut remarquer des fibres musculaires et des fibres conjonctives se dirigeant vers le sommet de la papille; à la base de celle-ci enfin, j'ai dessiné un amas de faisceaux musculaires longitudinaux coupés transversalement par le rasoir.

Le fait de l'absence de la Basale ne pouvait que me convier à regarder de plus près ce qui se passe dans la région intermédiaire entre les tissus épithélial et conjonctif, et j'ajoute immédiatement que l'observation en est des plus instructives.

Les grosses cellules conjonctives, en effet, ne s'arrêtent pas brusquement au contact de l'épithélium ; il n'y a pas délimitation franche entre ces deux zones ; bien au contraire, le sommet de certaines cellules conjonctives correspond à la partie moyenne de cellules épithéliales ; je m'explique : on peut facilement suivre quelques-unes des cellules conjonctives jusque dans l'intérieur de l'épithélium. Des cellules épithéliales, naturellement distinctes par leur base, sont écartées par les cellules conjonctives qui se glissent entre elles ; il y a donc, en un mot, pénétration très évidente du tissu épithélial par le tissu conjonctif. Il y a régénération, ou plutôt suppléance des éléments épithéliaux par les éléments du tissu sous-jacent ; cela explique l'absence presque totale de divisions nucléaires dans le premier tissu ; et le fait que les cellules conjonctives à forme ovale, effilées en avant, s'enfoncent comme des coins entre deux cellules épithéliales consécutives, permet de comprendre le faciès même des cellules épithéliales qui ont leur base arrondie.

Les noyaux de l'épithélium ont, d'ailleurs, mêmes dimensions et structure que les noyaux du tissu conjonctif (fig. 8 et 12.)

Cette disposition se montre dans les papilles, et à leur sommet ; à leur base, en effet (fig. 1, 3, 4, 6, 10, 11, 13), il n'en est pas de même ; les cellules épithéliales reposent par leur base sur un semblant de membrane, car on ne peut pas dire qu'on ait affaire ici à une membrane proprement dite, mais bien plutôt à un ensemble de fibrilles conjonctives

très minces (fig. 11, 13) ; les cellules conjonctives y acquièrent encore un très grand volume ; certaines (fig. 6) se trouvent dans le voisinage immédiat de la pseudo-membrane, et lui sont contiguës ; d'autres pressent sur cette dernière et font une tentative d'ingression dans l'épithélium (fig. 3) ; elles peuvent réussir à se faufiler entre deux fibres et à arriver ainsi à la base des cellules épithéliales (fig. 4) ; contrairement à ce qui se passait tout à l'heure, elles entrent obliquement dans l'épithélium (fig. 11) ; leur grand axe fait alors un angle droit avec le grand axe des longues cellules cylindriques, mais elles ne tardent pas à s'orienter comme ces dernières, ainsi que l'indique la figure 1 de la même Planche IV, où l'on distingue une cellule conjonctive qui a déjà pris à peu près la place d'une cellule épithéliale.

Le noyau, d'abord ovale (fig. 3, 10), s'est arrondi et se colore comme les autres noyaux épithéliaux.

Dans cette observation qui m'a paru des plus suggestives, on pourrait se demander si la cellule en question était vraiment une cellule conjonctive ; quoique bien fait déjà à la légitimité de l'hypothèse de la marche vers et dans l'épithélium de cellules conjonctives, je me suis posé à moi-même la question.

J'ai immédiatement pensé à un globule sanguin comme pour l'*Astacus*, et, pour avoir une solution décisive de ce problème, j'ai examiné des globules dans une lacune et j'en ai dessiné trois dans la figure 7. On s'apercevra rapidement que leur aspect est tout différent de celui de notre cellule migratrice : les noyaux sont beaucoup plus denses et le protoplasme a des granulations beaucoup plus grossières ; ils se coloraient très vivement en bleu, le protoplasme ayant une teinte rose. J'ajoute que nous nous trouvons ici dans l'intestin terminal, dont l'épaisse cuticule s'opposerait à toute absorption.

Voilà pour ce qui concerne l'intestin terminal ; il est bien entendu que je ne nie nullement la régénération de l'épithélium par lui-même, mais je constate une autre source possible d'entretien et de rénovation dans le tissu sous-épithélial.

Quant à l'intestin moyen, il ne présente chez le *Scyllarus arctus*, sous le point de vue qui nous occupe, rien de bien particulier ; les mêmes phénomènes s'y passent que nous avons décrits dans la même région intestinale de l'*Astacus* ; ici encore, on trouve dans le tissu conjonctif de petites cellules entourées de la zone claire des cellules de remplacement ; je n'ai pas cru utile de les dessiner, ayant été surtout frappé par les noyaux de la basale ; la figure 12 de la Planche II en montre quatre, tous très denses et très sensibles aux colorants, celui de gauche étant plus gros que les trois autres ; certains même peuvent acquérir un assez grand développement et rappeler par leur structure ceux des cellules mères de l'épithélium.

J'ajoute, en passant, que le *Scyllarus* n'est pas, comme le croit Frenzel, privé de glandes intestinales ; il est vrai que ce tissu y est moins bien développé que chez d'autres Crustacés. C'est encore dans la région de l'intestin que j'appellerai volontiers la région « médio-terminale » qu'il m'a été donné d'observer ces glandes chez ce *Macroure*.

Rien de bien particulier à signaler dans l'histologie de l'Hépatopancréas ; notons de jolies mitoses (fig. 4) dans les cellules basales de l'épithélium glandulaire.

Eupagurus striatus.

Lorsqu'on dissèque le tube digestif de ce Crustacé, on remarque vers le tiers postérieur de l'intestin (Pl. V ; fig. 11) un renflement très net, de teinte rouge, (ce renflement fait

défaut chez le *Pagurus maculatus*). On pourrait croire tout d'abord, d'après la thèse de Vitzou, que l'on se trouve là en plein rectum, et, par suite, qu'on a affaire à l'intestin terminal (Enddarm). Cela n'est pas tout à fait exact : l'étude histologique de ce renflement montre qu'il s'agit de la zone intermédiaire entre l'intestin moyen et l'intestin terminal : celui-ci, comme l'a très justement indiqué Frenzel, étant caractérisé par une cuticule très développée, celui-là, au contraire, en étant privé. En cet endroit débouche un long diverticule filiforme ¹.

Faisons une coupe transversale dans la partie postérieure de cette région renflée, et examinons la figure 4 de la Planche III qui la représente. Nous serons immédiatement frappés par la présence d'un très riche tissu glandulaire dans l'épaisseur de la paroi intestinale. C'est là un excellent exemple des « glandes intestinales » que Vitzou a décrites chez un certain nombre de Crustacés : elles rappellent d'ailleurs complètement par leur structure les « glandes

¹ J'ai pratiqué des coupes transversales dans ce diverticule et à différentes hauteurs ; j'attire tout spécialement l'attention sur la structure de son extrémité renflée A (Pl. V, fig. 1). Comme on le voit, on a affaire à un épithélium cylindrique, sans chitine, et, par conséquent, semblable à l'épithélium de l'intestin moyen. De plus, il n'est pas rare de voir un très grand nombre de petites sphères se détacher des cellules épithéliales et tomber dans la lumière du tube.

Ce sont des gouttelettes d'un liquide homogène ou de petites masses plus ou moins granuleuses (fig. 1, 1') que l'on dirait entourées d'une fine membrane.—

Quelle est leur signification ?

Le fait que les cellules de cet épithélium possédaient un protoplasme normal et montraient des noyaux tout à fait sains doit faire rejeter toute idée de phénomène de dégénérescence cellulaire. — Il ne serait donc pas impossible qu'on se trouvât ici en présence d'un épithélium glandulaire en train de sécréter, et cela est d'autant plus vraisemblable que la coupe transversale de cette région extrême rencontre plusieurs lumières, tandis que l'appendice est un simple tube sur tout le reste de son étendue.

Peut-être cet organe serait-il un souvenir de quelque glande tendant à disparaître ?

salivaires » découvertes en 1875 par Max Braun dans l'œsophage de l'écrevisse.

On y distingue un très grand nombre d'acinus avec leur lumière centrale ; quelquefois la coupe ne rencontre pas celle-ci, et alors on est en présence des figures 1 et 3 de la Planche I. En regardant de plus près la première figure (fig. 4 de la Planche III), on aperçoit l'épithélium et sa cuticule ; plus en dehors, les muscles circulaires, et entre eux deux, dans le tissu conjonctif, deux acinus qui sont au contact de l'épithélium.

Cette particularité anatomique signalée, arrivons à l'examen minutieux de l'épithélium : 1° de l'intestin terminal ; 2° du diverticule ; 3° du foie.

a) *Intestin terminal*. — A la base de l'épithélium, il existe une membrane basale qui le délimite assez nettement dans sa région inférieure. Mais, en certains endroits, cette membrane n'est pas continue ; elle s'interrompt par-ci par-là, et, dans ce cas, il y a franche communication entre le tissu conjonctif et le tissu épithélial. Les figures 3, 12 et 14 de la Planche I sont très instructives sous ce point de vue.

Nous remarquons, en effet, dans ces trois préparations qu'il n'y a pas seulement solution de continuité dans les deux fragments présents de la basale, mais qu'on assiste pour ainsi dire à une poussée vers l'épithélium, s'exerçant sur cette membrane qui, n'ayant pu lui résister, a fini par disparaître.

Or les éléments du tissu conjonctif qui se trouvent justement orientés eux-mêmes vers le tissu épithélial, me paraissent avoir été les facteurs de cette poussée : on les voit, en effet, très clairement engagés dans cette sorte de canal, et quelques-uns même ont déjà atteint l'épithélium.

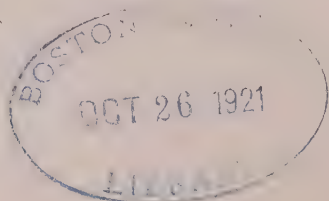
La plupart des éléments conjonctifs dont je parle sont de

simples noyaux (fig. 3 et 14) ressemblant d'une manière frappante aux noyaux épithéliaux ; mais dans la figure 12, trois d'entre eux sont entourés d'une couche protoplasmique granuleuse. Je répète pour l'*Eupagurus striatus* ce que j'ai déjà dit à propos du *Scyllarus*, à savoir que la cuticule, très développée ici, s'oppose à tout phénomène d'absorption, et que, d'ailleurs, ces trois cellules ne peuvent pas être confondues avec des globules sanguins (v. fig. 5, Pl. II).

Je puis dès lors parler ici d'une véritable poussée conjonctive assez puissante pour faire disparaître devant elle la membrane basale.

Avant d'aller plus loin, je désire dire un mot des prolongements cuticulaires dont parle Vitzou (p. 520) (*Astacus* et *Maja*). On les distingue dans l'intestin terminal par groupes de quatre (au lieu de 2 ou 3, comme chez l'*Astacus*) par cellule de l'épithélium chitinogène ; l'explication de leur rôle due à Braun et reproduite par Vitzou est peut-être vraie ; je ne peux pas cependant la confirmer, n'ayant jamais vu ces prolongements entre la cellule chitinogène et une couche de chitine sur le point de tomber.

b) *Diverticule*. — A la base et dans l'intérieur des grandes cellules cylindriques, aux noyaux volumineux, qui constituent l'épithélium de cet organe, on rencontre assez souvent de jeunes cellules de remplacement dont le type nous est bien connu (Pl. II ; fig. 2 a, 4, 11) ; d'autres fois, on ne peut distinguer autour du noyau de cette cellule de remplacement aucune trace de zone claire, caractère négatif qui permettrait de rapprocher ce noyau de la plupart de ceux du tissu conjonctif (fig. 12) ; enfin, la transition peut être tout à fait insensible entre les noyaux conjonctifs nus et les noyaux épithéliaux entourés de cette zone protoplasmique caractéristique : elle est alors ménagée par de petites cellu-



les, sur la situation desquelles il serait impossible de se prononcer, et de dire si elles se trouvent encore dans le tissu conjonctif, ou déjà dans le tissu épithélial (fig. 9 ; Pl. II).

c) *Hépatopancréas*. — La figure 8 de la Planche II représente une coupe partielle de cette glande ; les cellules épithéliales sont très régulièrement cylindriques, et possèdent toutes un très beau noyau. A leur base, j'ai dessiné sous la chambre claire trois éléments conjonctifs ; on remarquera entre ceux-ci et les noyaux des cellules deux autres noyaux à faciès conjonctif, dont l'un passe à ce moment même dans le tissu épithélial, l'autre y étant parvenu.

M'occupant spécialement dans cette étude du tissu conjonctif, j'ai cru bon de consacrer la figure 10 de la même Planche à quatre cellules géantes, granuleuses, à protoplasme très sensible à l'éosine, et dont le noyau plus ou moins ovale ou sphérique est très vivement coloré par l'hématoxyline ; elles s'observent dans la région de l'estomac : les noyaux mesurent de 6 à 8 μ . ; la cellule entière de 28 à 30 μ .

Paguristes meticulosus. — Comme chez l'*Eupagurus striatus*, l'intestin terminal montre chez ce Paguristes de belles glandes dont j'ai dessiné cinq acinus dans la figure 13 de la Planche II. Au-dessus de ceux-ci, on voit l'épithélium intestinal traversé par deux fins canaux glandulaires ; à l'endroit où ils débouchent dans la cavité de l'intestin, la cuticule très épaisse est interrompue. Sur certaines préparations (Planche II, fig. 2), on distingue entre deux grandes cellules d'un acinus une petite cellule au noyau de faible dimension ; c'est une « cellule de remplacement ».

Diogenes varians. — Les mêmes glandes intestinales existent chez le *Diogenes varians*, et avec un développement

extraordinaire; on n'a, pour s'en rendre compte, qu'à jeter les yeux sur les figures 4, 3 et 6 de la Planche III. Ces trois figures représentent trois coupes faites dans l'abdomen à des niveaux différents; la première (fig. 4) a rencontré l'intestin moyen, la seconde (fig. 3), la zone limite entre les intestins moyen et terminal; la dernière enfin (fig. 6) passe franchement par le rectum (auquel ne correspond pas une portion renflée du tube digestif).

Dans la figure 4, on voit à droite l'ovaire; à gauche et en bas, l'intestin moyen (*c*) [Mitteldarm], avec son épithélium bas et sans cuticule; à gauche et en haut, le tissu glandulaire (*a*) séparé de l'intestin par un canal (*b*); ce canal est la coupe d'un diverticule qui se jette plus bas, dans l'intestin où on le voit déboucher dans la figure 3 (*b*).

La glande atteint son apogée autour de l'intestin terminal (fig. 6). Dans cette région (fig. 6 et 2), on trouve assez souvent des lacunes vasculaires au contact de l'épithélium; au bas de la figure 2, j'ai dessiné une coupe d'acinus qui montre six cellules avec des noyaux très curieux, laissant chacun découvrir quatre points chromatiques très sensibles aux colorants.

Quant aux canaux de ces glandes intestinales, ils sont excessivement difficiles à découvrir; j'en ai noté deux dans la Planche II (fig. 7), mais j'ai dû en exagérer la netteté pour les rendre bien visibles sur mon dessin; il faut avouer qu'on les devine plutôt qu'on ne les observe à proprement parler.

Les noyaux de l'épithélium intestinal ne m'ont jamais révélé de divisions, ni directes ni indirectes; en revanche, j'ai pu surprendre maintes fois la pénétration de l'épithélium par le tissu conjonctif (Pl. II; fig. 4); la membrane basale est alors rompue comme nous l'avons vu chez *Eupagurus*, et les éléments conjonctifs se précipitent dans le tissu dont ils ne sont plus séparés. Souvent aussi, cette pénétration se fait

moins brusquement, comme l'indique la figure 3 de la même Planche, où l'on voit trois éléments conjonctifs entrer séparément dans l'épithélium¹.

INSECTES.

Comme chez les Crustacés, nous allons trouver chez les Insectes des éléments histologiques de très grande taille; l'intestin, en particulier, présente un épithélium tout à fait remarquable sous le point de vue de la dimension et de la netteté de ses cellules.

Un coup d'œil jeté sur la Planche VII prouvera la vérité de cette assertion. J'ai examiné sur des coupes faites dans l'intestin de l'*Acridium Ægyptium*, de la *Locusta viridissima*, de l'*Hydrophilus piceus* et du *Melolontha vulgaris* les relations de l'épithélium et du tissu conjonctif.

A. *Acridium Ægyptium*.

L'épithélium repose sur une membrane basale qui présente des saillies s'enfonçant entre ses cellules; ces saillies peuvent être longues, étroites et coniques, (Pl. VI, fig. 6), ou, au contraire, larges, et, dans ce cas, très peu prononcées (Pl. VI, fig. 1); leur centre est occupé par le tissu conjonctif.

Celui-ci est constitué par des fibres et des noyaux qui,

¹ Une observation que je me contente de noter au passage, écrivais-je en 1893 dans une Communication à l'Association française, est l'existence, dans la région abdominale du *Diogenes varians*, d'un amas glandulaire pair dont la structure rappelle beaucoup celle des glandes intestinales, mais qui, situé à une grande distance de l'intestin, n'a aucun rapport avec lui. — La figure 5 de la Planche III représente une de ces glandes limitée à droite par des cæcums hépatiques, et à gauche par la paroi du corps. Malgré un minutieux examen, je n'ai pu découvrir aucun canal. Jusqu'à nouvel ordre, j'homologuerai donc cet organe avec les glandes coxales dont le canal excréteur se serait atrophié, comme cela se passe chez plusieurs Arachnides.

généralement nus, peuvent cependant quelquefois posséder tout autour d'eux une zone protoplasmique claire (Pl. VI; fig. 1, 6).

L'épithélium est cylindrique; ses noyaux occupent tantôt le milieu des cellules, tantôt leur extrémité supérieure. A leur base même siègent souvent de nombreux noyaux qui forment alors des groupes très serrés (Pl. VII; fig. 6, 9 10).

Des mitoses y sont fréquentes, et c'est justement là, d'après Bizzozero¹, que s'effectuerait la rénovation de l'épithélium. J'ai vérifié les observations du savant Italien et je crois, comme lui, que nous avons bien affaire ici à de jeunes éléments destinés à rénover le tissu épithélial.

Toutefois, je ne pense pas que ce phénomène de régénérescence ne s'opère uniquement que dans cette région, et c'est sur ce point spécial qu'a porté mon attention.

Reprenons les saillies dont j'ai déjà parlé, et examinons la figure 1 de la Planche VI. En haut, on voit les gros noyaux; en bas, la couche des muscles circulaires, et, dans l'intervalle, un certain nombre d'autres noyaux. La membrane basale y est soulevée, et l'on passe insensiblement du tissu conjonctif dans le tissu épithélial; les noyaux situés au-dessus d'elle sont arrondis, et, à mesure qu'ils gagnent l'épithélium, ils deviennent de plus en plus ovales; l'un d'eux est entouré de sa couche protoplasmique claire; on remarquera la densité de la nucléine dans les quatre jeunes noyaux qui, déjà dans l'épithélium, sont, en effet, particulièrement sensibles aux colorants.

Si maintenant nous regardons la figure 6 de la même Planche, nous nous trouverons en présence d'une saillie longue et conique. L'épithélium s'était, en partie, détaché du tissu conjonctif, mais, au sommet de la saillie, il conti-

¹ *Archiv für mikr. Anatomie*. Tome XLII, Pl. IX, fig. 10 à 13.

nuait à être en contact avec lui ; il y avait encore là communication entre ces deux tissus, et, détail de la plus haute importance à mes yeux, on voyait au point limite, pour ainsi dire, un noyau passant à ce moment même dans l'épithélium.

Bizzozero a bien noté les saillies conjonctives sur lesquelles je crois devoir insister ; mais, à mon avis, il les a mal représentées dans la figure 10 de sa Planche IX ; dans sa préparation, l'épithélium s'est aussi séparé du tissu conjonctif, mais il s'en est séparé complètement, les extrémités des saillies étant absolument isolées de toute cellule épithéliale ; seules, trois jeunes cellules de remplacement sont restées contiguës au tissu conjonctif. Je suis tout disposé à croire que la disposition que j'ai reconnue chez l'*Acridium* doit aussi exister chez le *Pezotettix*.

Quant à ce que j'appellerai les « nids », c'est-à-dire les groupes des cellules régénératrices, je ne les ai jamais vus sur mes coupes rester seuls ainsi au contact du tissu conjonctif ; ou bien les cellules épithéliales placées immédiatement au-dessus d'eux ne se détachaient pas, ou bien, si elles se détachaient (Pl. VII, fig. 9, à gauche), ces groupes les suivaient dans leur chute.

Dans la figure 3 de la Planche VI, on assiste encore à un passage très net du tissu conjonctif dans le tissu épithélial ; de même dans les figures 4 et 5 de la Planche VII. Enfin, je renverrai aux figures 1, 6, 9 et 10 de cette même Planche où l'on verra une véritable « fusée conjonctive » faire irruption entre les cellules épithéliales.

B. *Locusta viridissima*.

La dissociation de l'intestin terminal de cet Orthoptère m'a permis d'observer les éléments qui se trouvent à la base

de l'épithélium, dans la région intermédiaire entre ce dernier et le tissu conjonctif. On comprendra facilement l'intérêt de cette préparation que j'ai dessinée dans les figures 7, 7', 7'' de la Planche VI. On y distingue des noyaux de toutes dimensions; certains sont tout petits et parfaitement sphériques; d'autres, ovales, plus ou moins allongés; on reconnaît en eux les noyaux caractéristiques de cette zone limite entre les deux tissus qui nous intéressent, et ce qu'il y a de capital pour nous dans ces figures, c'est le fait que l'on voit des noyaux complètement nus à côté d'autres pourvus d'une couche protoplasmique plus ou moins granuleuse; c'est, dirai-je, prise sur le vif, la transformation des éléments nucléaires conjonctifs en jeunes cellules mères de l'épithélium. Aussi je me permets d'attirer tout spécialement l'attention du lecteur sur ces trois figures.

C. *Hydrophilus piceus*.

On a vu dans l'Histoire que Frenzel et Bizzozero ont étudié de très près le tube digestif de ce Coléoptère. On se rappelle les observations faites sur des hydrophiles que l'on élevait dans un cristalliseur, dans l'eau duquel, au bout de peu de temps, on découvrait de petits filaments transparents, pouvant atteindre plusieurs centimètres de long. Ces filaments ont été reconnus être une membrane chitineuse sur laquelle repose l'épithélium de l'intestin moyen.

J'ai fait, moi aussi, cette même constatation, et j'ai, par l'examen microscopique, vérifié complètement les descriptions de l'auteur italien.

J'ai donc cru inutile de reproduire dans mes Planches le dessin de cette sorte d'étui, vu les détails très précis le concernant, qu'on trouvera aisément dans le Mémoire original¹.

¹ *Archiv f. mikr. Anat.*, 1893, Tom. XLII, Planche VIII; fig. 9a, 9b, 10 et 11.

Je rappelle simplement ici que l'épithélium tombe périodiquement avec la dite membrane dans la lumière intestinale, et est rejeté en même temps qu'elle par l'anus.

La figure 21 de ma Planche V représente une coupe transversale de l'intestin de l'hydrophile. En partant de l'épithélium cylindrique qui est destiné à tomber bientôt, on rencontre la membrane chitineuse réfringente; puis, une couche conjonctive, des muscles circulaires, et enfin une couronne des plus élégantes constituée par un très grand nombre de petites outres qui, nous le savons, sont les homologues des glandes en tube de l'intestin des Vertébrés.

Un seul point sur lequel je ne suis pas d'accord avec Bizzozero: d'après cet histologiste, se trouve immédiatement au-dessous de la membrane chitineuse « un stroma conjonctif formé par une couche mince de substance homogène ». Sur une coupe (fig. 21), on verra qu'il ne peut pas ici être question d'une couche de substance homogène, puisque l'on distingue très nettement dans cette région des fibres et des noyaux. En ce qui concerne la régénération de l'épithélium, je reconnais aujourd'hui¹ qu'elle a son siège dans les cellules situées au fond des glandes en tube, mais j'ajoute qu'il ne faut pas voir là la seule source rénovatrice.

Que l'on se reporte, en effet, à ma Planche V; les deux figures 3 et 12 sont empruntées au Mémoire de Frenzel². On y verra, à la base de grandes cellules cylindriques de l'intestin moyen, des cellules plus petites, et dans le tissu conjonctif sous-épithélial, des noyaux arrondis dont certains

¹ Dans une note à l'Institut (1895), je m'exprimais, en effet, ainsi: « Cette marche des cellules venant du fond des culs-de-sac et se dirigeant vers la surface libre de la muqueuse paraît être un procédé très compliqué, et je suis d'accord avec Heidenhain pour trouver l'idée de Bizzozero un peu étrange « befremdlich ».

² *Arch. f. mikr. Anat.* Tome XXVI, 1886, Pl. IX, fig. 26.

sont très rapprochés de l'épithélium ; je considère les petites cellules basales qui sont, bien entendu, tout à fait distinctes des cellules provenant de l'intérieur des culs-de-sac, comme des cellules mères de l'épithélium, et je constate que leur petit noyau a à peu près les mêmes dimensions que ceux du tissu conjonctif¹ (Fig. 8 et 9; Planche V). Bien plus, ces derniers ne sont pas toujours nus, mais peuvent présenter autour d'eux une mince couche de protoplasme limitée extérieurement par une fine membrane; c'est ce dont on se rend facilement compte en jetant les yeux sur les figures 5 et 7 de ma Planche V, et 13 de ma Planche VI; cette dernière figure, dessinée comme les autres à la chambre claire, représente deux de ces petits éléments conjonctifs repoussant les cellules épithéliales placées au-dessus d'eux. Ils sont, pour moi, l'origine des petites cellules basales mères de l'épithélium; ils ne sont, d'ailleurs, pas toujours au repos; j'en ai surpris se divisant amitotiquement (Pl. V, fig. 6); on en voit quelquefois qui viennent de se diviser et qui sont encore au contact l'un de l'autre (fig. 10).

Il y aurait donc, chez l'hydrophile, une double source de cellules de remplacement: la première, la plus importante, aurait son siège dans le cul-de-sac des glandes en tube de Bizzozero, la seconde dans le tissu conjonctif sous-épithélial. C'est, en effet, en vain qu'on chercherait ailleurs que dans ce tissu l'origine des petites cellules basales des figures 3 et 12, puisqu'il est reconnu que, à chaque mue,

¹ L'hématoxyline colore les noyaux du tissu conjonctif moins vivement que les noyaux épithéliaux, mais cependant elle les colore, contrairement à ce que prétend Frenzel, qui écrit: « Von Haematoxylin werden sie durchaus nicht gefärbt ». J'ajoute que, à mon avis, on n'a pas affaire exclusivement dans ces noyaux conjonctifs à des nucléoles, comme le pense cet auteur, car, en me servant d'un grossissement puissant, j'ai fort bien distingué, à côté d'un, de deux ou de trois nucléoles vrais, quelques petites granulations irrégulières qui correspondraient aux entrecroisements du réseau nucléaire.

chaque crypte envoie sur la muqueuse une traînée continue de cellules toutes de même dimension.

D. *Melolontha vulgaris*.

L'intestin moyen du hanneton montre, sur une coupe transversale, de grandes cellules épithéliales cylindriques, au protoplasme légèrement granuleux; les noyaux se trouvent soit au milieu de ces cellules (Pl. V, fig. 19), soit plus près de leur base. On distingue une membrane basale reposant sur le tissu conjonctif. En certains endroits, la couche des muscles circulaires est très rapprochée de l'épithélium (fig. 13, 15, 19). Les auteurs n'ont jamais constaté de divisions directes ou indirectes dans les cellules épithéliales, fait négatif que j'ai vérifié.

Comment donc se régénèrent-elles? Bizzozero attribue ce rôle de régénérateur à de jeunes cellules situées à la base de l'épithélium, et formant de petits bourgeons qui font saillie dans le tissu conjonctif; ces jeunes cellules présentent des phénomènes de division indirecte. L'existence de ces bourgeons n'est pas contestable; il est vrai que les noyaux qui y sont contenus deviennent de plus en plus semblables à ceux de l'épithélium à mesure qu'on s'éloigne de la basale; et il devient, en conséquence, fort légitime de leur attribuer un rôle très actif dans la rénovation épithéliale. Mais cependant il me semble que, en étudiant de plus près les caractères histologiques de l'épithélium intestinal du hanneton, on peut compléter cet examen et découvrir, par exemple, à la base de certaines cellules épithéliales, de petits noyaux tels que celui que j'ai dessiné dans la figure 13 de la Planche V. Je ferai remarquer que ce petit élément y est isolé et absolument indépendant de tout bourgeon; à la même place où nous

voyons ce noyau, on peut en trouver qui font partie d'une petite cellule complète (Pl. V; fig. 19).

On comprendra dès lors que, après les observations déjà faites chez les Crustacés et certains Insectes, j'aie été frappé par les analogies et que j'aie immédiatement pensé à ce que j'avais déjà rencontré ailleurs. Aussi ne me suis-je pas contenté de cette coupe, et en ai-je fait d'autres. Déjà dans la figure 19, on distingue au-dessus d'une couche de muscles circulaires trois pareilles petites cellules; mais, me dira-t-on, elles sont séparées de la basale par des muscles assez puissants; elles ne sont pas destinées à s'introduire dans l'épithélium. Je répondrai simplement à cette objection au moyen de trois coupes (fig. 22, 2 et 15).

La première (fig. 22) montre cette cellule qui a atteint la basale, et exerce même une pression sur elle; dans la figure 2, on en distingue deux qui soulèvent la membrane et sont séparées de deux autres par les muscles circulaires; enfin, dans les figures 15 et 20, les deux jeunes cellules sont arrivées dans l'intérieur de l'épithélium, sans que (je crois devoir insister) il puisse s'agir ici d'un des bourgeons de Bizzozero.

Quand on passe en revue des séries de coupes transversales de l'intestin du hanneton, on rencontre souvent au sommet des cellules épithéliales des granulations arrondies plus ou moins foncées, quelquefois d'un beau noir et pouvant atteindre de grandes dimensions (fig. 15 et 20). Certaines font saillie hors de l'épithélium, et finissent par s'en détacher pour tomber dans la lumière intestinale (fig. 15 *bis*). Ce sont tantôt des gouttelettes tout à fait noires et de tailles très diverses (fig. 15 et 20 *a*), tantôt de petits corps arrondis qui ont l'aspect de petits noyaux (fig. 15 *bis* et 20 *c, d*) et contiennent des gouttelettes; on peut avoir enfin affaire à un semblant de

cellules, une pseudo-membrane entourant chacun de ces petits éléments (20 *b*). Bizzozero décrit et représente dans l'intérieur des cellules intestinales de ce même Coléoptère de petites enclaves que j'ai de la peine à comparer avec ce que je prends plutôt pour un produit de sécrétion.

Je voudrais, avant de laisser les Insectes, rapporter ici une observation très intéressante faite par Rengel sur la structure de l'intestin du *Tenebrio molitor*, au moment où la larve est sur le point de devenir chrysalide; j'ai dans la Planche VI reproduit à la figure 3 un dessin de son Mémoire. La membrane propre, par suite de la contraction des muscles, s'est détachée d'eux, et forme de nombreux replis; naguère, et j'insiste sur ce point, elle était en contact intime avec les muscles. Au-dessus d'elle, on voit un tissu formé par des éléments qui se divisent entièrement suivant le mode indirect; ces cellules finiront, d'après Rengel, par percer la membrane; elles retomberont alors sur la couche musculaire, et seront destinées à fournir l'épithélium de l'imago. Quant à l'ancien épithélium larvaire, je ne l'ai pas représenté; absolument défiguré et méconnaissable, il était sur le point de tomber dans la lumière intestinale.

Jetons maintenant les yeux sur la région intermédiaire entre le grand repli médian de la membrane propre et la couche musculaire. Nous y voyons des éléments *qui n'y étaient pas tout à l'heure*; ce sont des cellules conjonctives qui, pour Rengel, ne doivent jouer aucun rôle, et disparaîtront sans avoir été utilisées. J'ai observé chez les Muscides ces mêmes « spindelfoermige Zellen », auxquelles, d'ailleurs, l'auteur allemand compare celles de *Tenebrio*; quoique mes observations sur ce sujet soient trop incomplètes pour que je puisse encore me prononcer avec certitude, je crois

cependant devoir émettre ici l'hypothèse d'après laquelle ces cellules conjonctives, elles aussi, contribueraient probablement à l'édification de l'épithélium de l'insecte parfait.

VERTÉBRÉS.

J'ai étudié au point de vue des relations qui existent entre le tissu conjonctif et le tissu épithélial un certain nombre de Vertébrés. Chez le *Triton*, la *Rana* et le *Lacerta*, c'est encore l'intestin qui a attiré mon attention ; mais j'ai cru bon de compléter mes observations sur la genèse des épithéliums en m'adressant, non plus à l'intestin, mais à d'autres organes tels que la vessie et l'utérus, mettant à contribution les types suivants : *Mus*, *Cavia*, *Lepus*, *Ovis* et *Bos*.

1° *Triton*.

L'épithélium de l'intestin du *Triton* appartient au type cylindrique et simple ; la Planche VIII de mon Mémoire est tout entière consacrée à son étude. Généralement, on ne distingue en lui qu'une couche linéaire de gros noyaux pouvant atteindre 17 μ de long (fig. 6) ; toutefois, au sommet d'une papille, j'ai pu voir deux rangées de noyaux (fig. 3), mais j'ajoute que c'est l'exception.

Si maintenant on regarde de plus près les coupes, on s'aperçoit vite, même à un faible grossissement, de la présence de bourgeons en relation avec cet épithélium, et faisant saillie dans l'intérieur du tissu conjonctif (fig. 11). Ces bourgeons sont les homologues de ceux que je viens d'étudier chez l'hydrophile, mais ils s'en distinguent par ce caractère très net qu'ils ne montrent pas de lumière centrale ; ils sont, en effet, pleins, beaucoup moins nombreux,

présentant une disposition moins régulière, et sont enfin beaucoup moins allongés.

Épithélium, Bourgeons et Tissu conjonctif, telles sont les trois régions intéressantes :

a) L'*épithélium* proprement dit ne présente, d'ailleurs, rien de particulier dans sa structure qui mérite d'être signalé ; comme beaucoup d'autres, il possède dans son sein des globules du sang (fig. 3, 9), des enclaves (fig. 3) et de nombreuses cellules à mucus ; ces dernières acquièrent parfois un très grand développement (fig. 3, 13) ; leur contenu est plus ou moins granuleux suivant l'état plus ou moins avancé du mucus, et on les voit s'ouvrir dans la lumière intestinale, où elles déversent leur contenu ; je crois avec beaucoup d'auteurs, et contrairement à ce que prétend Paneth, qu'elles ne dérivent pas de cellules épithéliales ordinaires et que, après avoir joué leur rôle, elles sont incapables de repasser à l'état de ces mêmes cellules épithéliales (protoplasmatische Epithelzellen) ; comme Bizzozero l'a très bien décrit, elles sont, au début de leur existence, encore éloignées de la limite supérieure de l'épithélium et sécrètent déjà du mucus à ce stade très peu avancé.

b) Les *bourgeons* sont constitués essentiellement par des noyaux appartenant chacun à une jeune cellule (fig. 11) ; ils seraient toujours formés, d'après Bizzozero, par des cellules d'origine épithéliale, futures cellules de remplacement finissant par faire ainsi relief dans le tissu conjonctif : elles auraient, je le répète, pour cet auteur, une provenance essentiellement épithéliale. De nombreuses mitoses s'observent dans ces bourgeons ; il est donc naturel de voir en eux une véritable matrice destinée à régénérer l'épithélium.

Comme dans toutes ses recherches sur l'histologie de l'épithélium intestinal, Bizzozero n'a toujours eu en vue que

le tissu épithélial ; au cours de son étude sur le Triton, il ne dessine dans ses planches que ce dernier, laissant complètement de côté tout ce qui n'est pas lui. Or, il m'est souvent arrivé de remarquer la grande ressemblance que présentaient avec les noyaux de l'épithélium ou des bourgeons du Triton certains noyaux conjonctifs.

Au contact de bourgeons, j'ai vu souvent des éléments conjonctifs (fig. 4, 7, 11) que j'avais de la peine à distinguer de ceux d'origine épithéliale (fig. 7, 11); de même dans le voisinage de l'épithélium ; j'ai dessiné dans la figure 10₂ un noyau conjonctif qui se trouvait justement à la limite de l'épithélium, et dans les figures 10₃ et 4 deux noyaux franchement épithéliaux. Ce n'est pas tout : au-dessous de l'épithélium, on peut rencontrer quelques noyaux conjonctifs isolés (fig. 1); certains même atteignent les dimensions des noyaux du tissu épithélial ; un d'entre eux (fig. 1 a) a été surpris entrant à ce moment même dans ce dernier tissu ; la membrane a été perforée, et le noyau est déjà à moitié engagé dans l'épithélium. J'insiste sur les relations de structure et de dimensions qui (fig. 1) unissent les deux gros noyaux de droite avec le gros noyau situé au-dessous de celui que je viens de décrire : il me paraît donc légitime, dans ces conditions, de leur attribuer une origine conjonctive.

D'autres fois (fig. 6), on a affaire à un petit groupe d'éléments conjonctifs qui sont au nombre de trois, par exemple ; autour d'eux, aucune trace de la moindre membrane ; ils n'appartiennent donc pas à une coupe de bourgeon, et, malgré ce, on les prendrait, vu leur aspect, pour des éléments faisant justement partie des saillies sous-épithéliales ; il serait peut-être osé d'avancer que c'est là un commencement de « nid » conjonctif destiné à se développer, à s'accroître, et à entrer finalement en communication avec l'épithélium ;

mais ce que je crois fermement, c'est que ce sont là trois éléments qui, séparément (comme ceux de la figure 1), pourront pénétrer plus tard dans l'épithélium à la rénovation duquel ils contribueront.

C'est, en effet, un fait d'observation d'une importance capitale que, dans la région conjonctive très éloignée de l'épithélium, les noyaux sont généralement très petits (fig. 8) et que, à mesure qu'on se rapproche de ce dernier, beaucoup gagnent en grosseur jusqu'à pouvoir être confondus avec les noyaux de ses cellules.

Pour me résumer, je crois un double facteur possible de régénération pour l'épithélium intestinal du Triton : 1° le bourgeon sous-épithélial ; 2° le tissu conjonctif.

J'ai dit que les mitoses étaient fréquentes dans le sein des bourgeons ; on en voit aussi dans l'épithélium lui-même (fig. 11, 13) ; mais la division indirecte n'existe pas, comme le dit Bizzozero, à l'exclusion de la division directe. J'ai observé, en effet, et dessiné (fig. 2 et 10₁) trois noyaux de l'épithélium en amitose.

Un dernier point que je tiens à ne pas passer sous silence a trait à la technique : Dans mes préparations colorées avec le paracarmin de Paul Mayer, j'ai obtenu une élection tout à fait remarquable chez les globules du sang : leur noyau se colorait en rouge grenat foncé, et le protoplasme en jaune vieil or.

2° *Rana esculenta*.

Chez cet Amphibien, on ne trouve pas de bourgeons épithéliaux comme chez le Triton ; une coupe transversale (fig. 2 ; Pl. XI) de son intestin montre un épithélium cylindrique très régulier avec de nombreuses cellules à mucus ;

en certains endroits, il existe deux assises de cellules, l'inférieure correspondant aux jeunes cellules de remplacement: le tout reposant sur une membrane basale. C'est là la structure fondamentale de ce tissu chez la *Rana*. Mais il n'en est pas toujours ainsi; d'abord la membrane peut ne pas exister, ou, si elle existe, ne présenter qu'un très faible développement. Si l'on jette les yeux sur la même figure, on se rendra immédiatement compte de ce fait. L'épithélium du duodenum possède de grandes cellules aux noyaux ovales très volumineux; au-dessous de ces derniers, on en voit d'autres moins gros, dont certains cependant ont avec eux une assez grande ressemblance; puis, on arrive dans la région du tissu conjonctif, et on y arrive, disons-le tout de suite, insensiblement; dans la moitié inférieure de la coupe, on est en plein tissu sous-épithélial qui offre des globules du sang (fig. 10), et des fibres ne laissant planer aucun doute sur son caractère conjonctif; mais dans la région correspondant au milieu de la figure 2, il est très difficile de se prononcer sur la nature des tissus; sommes-nous encore dans le tissu conjonctif ou nous trouvons-nous déjà dans la zone épithéliale? On a affaire ici à des éléments jeunes se divisant activement (suivant le mode direct), ce qui explique leur affluence; il y a, dirai-je, continuité entre le tissu conjonctif et épithélial.

C'est en vain qu'on chercherait une trace de basale; elle manque totalement.

Je crois, d'ailleurs, devoir faire remarquer que cette coupe n'est nullement oblique, comme le prouve la disposition des gros noyaux épithéliaux occupant bien tous leur situation normale. On voit dans la figure 11 des éléments conjonctifs qui se trouvaient très éloignés de l'épithélium; ils ne présentaient aucun indice de division contrairement à

ceux que j'ai observés à la limite épithéliale ; au contraire, la figure 3 montre quatre noyaux conjonctifs placés près de l'épithélium et ayant déjà acquis de grandes dimensions. La constatation d'une continuité parfaite et progressive entre les éléments de deux tissus contigus et de nature différente suggère naturellement à l'observateur l'idée d'une évolution et, dans ce cas particulier, d'une transformation d'éléments conjonctifs en éléments épithéliaux. Et, d'ailleurs, la légitimité d'une pareille conception m'a été prouvée. Sur une coupe, j'ai pu très nettement découvrir (fig. 4 et 5) une cellule conjonctive passant dans le tissu épithélial ; sur cette coupe, l'épithélium s'était accidentellement séparé du tissu sous-jacent, et se trouvait cependant encore en faible relation avec lui, grâce à cet élément sur lequel j'attire l'attention ; je l'ai dessiné sous la chambre claire dans la figure 4, et considérablement agrandi, dans la figure 5. Il est allongé, légèrement flexueux ; son noyau en occupe le milieu et son allure est bien adaptée à sa fonction migratrice. Je ne crois pas que l'on puisse attribuer à cette cellule placée ainsi à la limite précise des deux tissus en question une signification autre que celle-ci : un élément conjonctif abandonnant son tissu d'origine et se faufilant entre deux cellules épithéliales.

Ce que j'ai dit du duodénum de la *Rana* est aussi vrai pour le rectum ; les figures 12 et 13 ; 6, 8 et 9 ; 1 et 7, représentent les noyaux des trois régions intéressantes : conjonctive, intermédiaire entre les deux tissus, et enfin épithéliale.

Les éléments conjonctifs (fig. 12 et 13) évoluent insensiblement (fig. 9, 8 et 6) vers le type épithélial (fig. 1 et 7).

3^e *Lacerta viridis*.

La figure 15 de la Planche XI est la reproduction de la coupe d'une saillie épithéliale du rectum. Je l'ai dessinée à

la chambre claire, sous l'objectif à immersion homogène de Zeiss.

Les cellules épithéliales ne présentent pas de divisions, pas plus directes qu'indirectes; à la base de certaines d'entre elles, existe un noyau ovale appartenant à une cellule de remplacement; enfin, on distingue nettement quatre cellules caliciformes, dont deux à gauche déversent leur contenu dans la lumière intestinale.

Une membrane basale excessivement mince n'est visible que dans les deux tiers inférieurs de la coupe; elle n'existe pas dans le tiers supérieur, où, malgré un très fort grossissement (Immersion homogène de Zeiss et Oculaire 8), je n'ai pu la découvrir.

Il y a, d'ailleurs, je m'empresse de le dire, une raison à cela; en effet dans cette zone supérieure de la saillie épithéliale, à la limite même des tissus conjonctif et épithélial, un examen minutieux révèle la présence de noyaux qui se dirigent vers l'épithélium, et dont trois ou quatre l'ont déjà atteint, formant ainsi à la base des grands noyaux une couche irrégulière de noyaux un peu plus petits, couche régénératrice.

Cette coupe, je le dis en passant, n'était pas oblique, et c'est même pour cette raison qu'elle a plus particulièrement attiré mes yeux.

Au milieu de la papille, dans le tissu conjonctif, j'ai représenté six globules du sang (j'en ai dessiné cinq dans la figure 14), et, à côté d'eux, je suis arrivé à découvrir deux ou trois petits éléments conjonctifs (fig 16) montrant autour du noyau une petite couche de protoplasme légèrement granuleux, le tout entouré par une membrane. Je vois en eux de jeunes cellules de remplacement que je suis jusqu'à l'épithélium; on les distingue sans aucune difficulté des globules ou leucocytes auxquels on pourrait cependant, peut-être, pen-

ser: le paracarmin de Paul Mayer permet de diagnostiquer facilement les leucocytes que j'ai vus, non seulement entre les cellules épithéliales, mais aussi dans ces mêmes cellules et à toutes les hauteurs possibles. Ils se présentaient sous l'aspect d'un noyau très coloré, beaucoup plus sensible aux réactifs que les noyaux conjonctifs et épithéliaux.

J'insiste, en terminant, sur la continuité des deux tissus chez le lézard, continuité qui vient également de me frapper chez la grenouille.

Après avoir étudié le tube digestif sous le point de vue des rapports qui unissent les tissus conjonctif et épithélial, je vais m'adresser à deux organes différents : la vessie et l'utérus. J'ai mis à contribution la vessie du mouton, de la vache et du lapin; et l'utérus de la souris blanche, de la petite souris grise et du cobaye.

A. Vessie.

Cet organe possède, on le sait, un épithélium stratifié tout à fait remarquable (l'«Uebergangsepithel» des Allemands). C'est même une question qui reste ouverte, un problème d'histogénèse encore irrésolu, que de savoir comment d'un épithélium cylindrique, simple et constitué par une seule assise de cellules, peut dériver un second épithélium cylindrique présentant plusieurs assises de cellules.

Quoi qu'il en soit, ces cellules ont les formes les plus variées et les plus bizarres, comme on peut s'en rendre compte en jetant les yeux sur les Planches IX et X; certaines correspondant à la base de l'épithélium sont petites et plus ou moins ovales (Pl. X; fig. 8); il en est, situées plus haut, qui ont la forme de raquettes (Pl. IX; fig. 8, 11, 17); celles-ci étant à leur tour coiffées par d'autres dont la face inférieure

est alors creusée d'une cavité (Pl. IX ; fig. 2, 4-6, 9, 10, 17). Il n'est pas rare de rencontrer dans une même cellule deux noyaux situés l'un à côté de l'autre (Pl. IX ; fig. 4, 6, 15) ; jamais on n'a observé en eux de division d'aucune sorte, et, encore aujourd'hui, on ne s'entend pas sur l'explication à donner à cette présence des deux noyaux dans une même cellule.

Dans la figure 6, j'ai dessiné, à gauche et en haut, une de ces cellules plurinucléées dans laquelle les deux noyaux se touchaient intimément et ne laissaient dans la région de contact que très difficilement découvrir une membrane.

A-t-on affaire ici à une division amitotique qui vient d'avoir lieu ou va s'effectuer, je ne saurais me prononcer avec fermeté à ce sujet ; mais, *a priori*, je serais plutôt tenté d'invoquer, dans ce cas, une division directe qu'une division indirecte, bien que Carl Rabl¹ croie à l'existence possible de cellules plurinucléées résultant de la division mitotique d'un noyau, non suivie de la division cellulaire.

a) Mouton.

J'ai, dans la vessie du mouton, effectué des coupes transversales et j'ai eu aussi recours aux dissociations dans l'alcool au tiers ; comme colorants, j'ai employé l'hématoxyline et l'éosine.

L'épithélium se distingue à première vue du tissu conjonctif par sa coloration plus vive, mais, comme il n'y a pas de membrane basale, il n'existe pas de limite naturelle entre ces deux tissus. Examinons donc de près cette région intermédiaire.

Sur certaines préparations, les deux régions en question se distinguent facilement (Pl. IX, fig. 18) ; toutefois, on

¹ C. Rabl. *Morphol. Jahrb.*, tom. X, 1885, *Ueber Zellteilung*, pag. 294.

remarquera, au sein du tissu conjonctif, des noyaux rappelant beaucoup par leurs dimensions (de 5 à 6 μ) ceux de l'épithélium (fig. 18 *a* et *b*, 19) ; sur d'autres coupes (fig. 1), il n'en est plus de même ; il y a déjà contiguité entre les éléments conjonctifs et épithéliaux qui, d'ailleurs, se ressemblent d'une manière frappante, et même, on peut voir dans la zone limite, au milieu de la figure, un petit groupe de quatre noyaux conjonctifs qui repoussent au-dessus d'eux les cellules les plus inférieures de l'épithélium vésical ; je considère ce groupe comme un véritable « nid », les quatre noyaux qui le composent étant destinés à pénétrer dans l'épithélium ; à gauche de la même figure, on observe également quatre noyaux conjonctifs, dont les deux supérieurs sont déjà engagés dans ce dernier tissu. Mais souvent, toute distinction devient presque impossible entre les deux tissus ; dans la préparation dessinée dans la figure 21, on devine la rangée inférieure des cellules épithéliales dont les noyaux sont plus colorés que ceux du tissu sous-jacent et, en même temps, plus serrés les uns contre les autres ; mais, immédiatement au-dessous de cette rangée, se trouvent les noyaux conjonctifs qui sont quelquefois en contact direct avec eux ; leur grand nombre fait penser à une division active très probable, et plutôt à une amitose, car il m'est arrivé d'en surprendre deux en pleine division directe. Si ce n'était la différence de coloration entre les tissus épithéliaux et conjonctifs, je répète qu'il serait bien difficile de se prononcer sur leur délimitation précise. Il y a encore ici continuité entre leurs éléments, et pénétration de l'épithélium par le tissu conjonctif, rendue d'autant plus aisée que toute membrane basale fait complètement défaut.

Je n'insiste pas sur les formes classiques des différentes espèces cellulaires de l'épithélium de la vessie ; on les trouvera représentées dans la Planche IX.

J'ai aussi reproduit sous la chambre claire, dans la figure 13, les noyaux de la région intermédiaire; on voit combien ils sont semblables, et on constate qu'il y a ainsi transition insensible entre ceux de l'épithélium (en haut de la figure) et ceux du tissu conjonctif (en bas).

Mais j'ai, dans le cours de ces recherches sur la vessie, été assez heureux pour observer avec une grande netteté le passage d'une cellule émergeant de la masse conjonctive, et se détachant d'elle pour gagner la région épithéliale. J'ai dessiné cette cellule dans la figure 7', et l'ai agrandie dans la figure 7 de la Planche IX. Elle se trouve exactement à la limite des deux tissus qui nous préoccupent; sa moitié supérieure est déjà engagée entre deux cellules épithéliales, l'autre moitié se trouvant encore dans le tissu conjonctif; son noyau a bien la structure et les dimensions de ses voisins; autour de lui, est un protoplasme faiblement granuleux, limité par une membrane très accusée; c'est donc bien à une cellule que nous avons affaire, et à une cellule conjonctive, bien que, par son faciès, elle rappelle étonnamment les fameuses cellules-raquettes; mais sa situation ne laisse aucun doute sur son origine et sa nature: c'est un élément conjonctif dont la forme a été modifiée par son déplacement même.

On pourrait, peut-être, à cause de ce caractère morphologique, émettre la supposition que cet élément ne devrait pas s'arrêter à la base de l'épithélium, mais qu'il était destiné à prendre place entre deux cellules-raquettes préexistantes; ce n'est là qu'une hypothèse, je le veux bien, mais une hypothèse qui pourrait se soutenir avec quelque raison.

b) Vache.

J'ai, dans la vessie de la vache, refait les mêmes observations générales que dans la vessie du mouton. Ici encore, j'ai

retrouvé les mêmes cellules épithéliales en raquettes (Pl. X fig. 13 et 19); j'ai constaté l'absence de la membrane basale et, par suite, la contiguité des tissus conjonctif et épithélial; les noyaux du premier atteignant souvent les dimensions des noyaux du second (Pl. X, fig. 11), et la distinction entre eux est souvent très délicate; la figure 12 de la même Planche permet de se rendre compte de ces relations.

Comme chez le mouton, il y a continuité des deux tissus.

Enfin, le tissu conjonctif montre d'assez fréquentes divisions nucléaires, toutes appartenant au mode direct (Pl. IX, fig. 3; Pl. X, fig. 5).

c) Lapin.

Deux figures suffiront pour exposer le résultat de mes recherches concernant la vessie du lapin. Je laisse absolument de côté l'analyse des types cellulaires, toujours les mêmes, et je renvoie immédiatement à la figure 14 de la Planche IX; les deux tiers supérieurs représentent l'épithélium; le tiers inférieur, le tissu conjonctif. Dans ce dernier, on distingue de gros éléments, des noyaux très volumineux au contact de l'épithélium, sans, d'ailleurs, qu'il y ait trace d'aucune membrane basale; j'attire l'attention du lecteur sur la trainée conjonctive qui, de droite à gauche et de bas en haut, se dirige vers l'épithélium, au contact duquel il existe une région intermédiaire ayant des caractères communs aux deux régions épithéliale et conjonctive.

Là encore, continuité indiscutable.

Dans la figure 27 de la Planche X, on se trouve en présence de l'épithélium vésical qui a séjourné vingt heures dans l'alcool au tiers; j'ai ainsi obtenu une demi-dissociation; les cellules épithéliales se distinguent entre elles; le tissu con-

jonctif présente lui aussi un commencement de dissociation, et, grâce à ce procédé, je puis constater que l'on ne passe pas d'une manière brusque du tissu conjonctif dans le tissu épithélial, mais que le premier se continue dans le second, et que des éléments conjonctifs se trouvaient à ce moment dans la zone limite elle-même.

B) Utérus.

L'épithélium de l'utérus présente une structure tout à fait élémentaire ; contrairement à ce qu'on observe dans la vessie, les cellules épithéliales sont disposées sur une rangée unique : c'est un type parfait d'épithélium simple, cylindrique ou plus ou moins pavimenteux suivant les cas. La membrane basale peut exister ou faire complètement défaut, comme nous allons le voir en étudiant successivement l'utérus de la souris blanche (var. albinos du *Mus musculus*), de la petite souris grise (*Mus musculus*) et du cobaye.

a) Souris blanche.

L'épithélium utérin de ce rongeur est constitué par des cellules plus ou moins hautes qui reposent sur une membrane basale très mince (fig. 1, 4, 15. Pl. X). Dans le tissu conjonctif, on rencontre des fibres et des noyaux souvent de grande taille, et pouvant être au contact même de l'épithélium (fig. 4). Dans cette figure, deux noyaux se trouvent tout près de ce dernier, et atteignent les dimensions des noyaux épithéliaux. On peut quelquefois en voir qui repoussent la basale au-dessus d'eux (fig. 1), ou même la traversent pour entrer dans l'épithélium ; dans ce cas, le noyau conjonctif a son extrémité supérieure effilée, comme le montre la figure 21.

Le tissu conjonctif n'est, d'ailleurs, pas un simple tissu d'union et de soutien ; il se montre très actif puisqu'il n'est pas rare d'observer en lui des mitoses très élégantes (fig. 7 et 15).

De son côté, l'épithélium ne reste pas au repos, et on assiste fréquemment à de semblables divisions dans ce tissu. J'ai, à ce propos, dessiné dans la figure 6 trois noyaux (*c* étant un agrandissement de *b*) pris dans l'épithélium, et dont la structure m'a paru intéressante ; devant le noyau *a*, on est plutôt tenté d'invoquer une division directe, les deux nouveaux noyaux ne s'étant pas encore séparés ; quant au noyau *b* ou *c*, il présente une nucléine à petits grains à peine visibles, sur son extrême bord, et principalement localisés dans son extrémité inférieure ; peut-être se trouve-t-on là en présence d'une de ces divisions si particulières relevées par Sabatier au cours de ses savantes recherches sur la spermatogénèse des Crustacés Décapodes ; le noyau *b* ou *c* se trouverait au stade de la « pulvérisation de la nucléine ».

J'insiste encore une fois, en terminant, sur la ressemblance parfaite qui existe entre les noyaux conjonctifs (fig. 24) et les noyaux épithéliaux (fig. 15 et 20).

b) *Souris grise.*

Chez cette espèce, les cellules de l'épithélium utérin sont plus allongées ; l'épithélium est ici plus nettement cylindrique que dans l'utérus de la souris blanche (fig. 10, 22, 25, 26).

A part ce détail sans importance, l'examen histologique permet de faire les mêmes observations dans ces deux organes.

Dans le tissu conjonctif, on rencontre encore de beaux

noyaux généralement arrondis, mais pouvant, aussi bien, se rapprocher de la forme ovale. La figure 23 représente une série de douze cellules épithéliales ; les douze noyaux y sont disposés suivant une série linéaire, bien régulièrement. Un seul est placé sur un autre plan et repousse légèrement les deux noyaux qui lui sont superposés ; je vois en lui un élément conjonctif qui vient de pénétrer dans l'épithélium ; au-dessous de ce dernier, s'en trouve un second déjà orienté pour suivre le même chemin. L'épithélium peut, d'ailleurs, aussi, se régénérer par lui-même, comme le prouvent les deux mitoses dessinées dans les figures 10 et 26, ce qui n'empêche pas de rencontrer également de pareilles divisions dans le tissu conjonctif (fig. 22)

c) Cobaye.

L'épithélium utérin se rapproche ici du type pavimenteux (fig. 2, 3, 9, 14) ; il repose directement sur le tissu conjonctif, vu l'absence totale de membrane basale. Les noyaux épithéliaux sont encore très régulièrement placés les uns à côté des autres, sur un seul plan. Ce milieu épithélial se distingue du milieu conjonctif surtout par sa coloration plus foncée (bleutée) sous la double action de l'hématoxyline et de l'éosine, et beaucoup plutôt par cette coloration que par sa structure propre ; en effet, on rencontre fréquemment dans le tissu conjonctif des éléments presque semblables à ceux de l'épithélium (fig. 17 et 23) ; ils ont même quelquefois, pour ainsi dire, une disposition épithéliale (fig. 9) ; dans ce cas, au-dessous de chaque noyau épithélial, on observe un noyau conjonctif ; enfin, souvent, plusieurs éléments conjonctifs se pressent au-dessous de l'épithélium (fig. 3 et 14) ; il est alors bien délicat de différencier entre eux les deux tissus, d'au-

tant plus que les noyaux conjonctifs peuvent appartenir à de véritables petites cellules complètes, montrant une couche protoplasmique et une membrane (fig. 2, 3). Dans la figure 2, cette petite « cellule de remplacement » est sur le point de passer entre deux cellules épithéliales ; dans la figure 3, on en voit une engagée déjà à moitié dans ce même tissu.

En regardant plus attentivement cette figure 3, on apercevra à côté des éléments conjonctifs qui rappellent par leurs dimensions les éléments épithéliaux, d'autres noyaux sensiblement plus petits, vraiment « conjonctifs » ceux-là (dans le sens étymologique du mot, c'est-à-dire « unissant », le « Bindegewebe » des Allemands), que l'on retrouve, d'ailleurs, en très grand nombre dans les régions éloignées de l'épithélium dans la profondeur même du tissu conjonctif (fig. 18).

Les globules du sang que l'on observe dans la lumière des vaisseaux coupés qui sont très nombreux, prennent avec l'hématoxyline et l'éosine une teinte jaune-rosée ; il est impossible, grâce à leur coloration très nette, de les confondre avec les éléments du tissu conjonctif se glissant entre les cellules épithéliales.

Constatons enfin que les divisions sont excessivement peu fréquentes dans le tissu utérin : j'ai eu de la peine à en découvrir quelques rares exemples dans mes coupes ; je les ai observées uniquement dans l'épithélium.

Tels sont les résultats que j'ai obtenus ; comme on l'aura remarqué, je me suis attaché à ne dire que ce que j'ai cru essentiel à ma thèse, laissant, avec intention, de côté tout ce qui ne s'y rattachait pas directement. Si mes observations ne sont pas très nombreuses, elles me paraissent du moins,

et c'est l'opinion de mon savant Maître, M. le Professeur Sabatier, assez variées pour être de nature à me permettre d'énoncer quelques conclusions générales.

Mais, auparavant, je désire traiter en peu de pages trois questions qu'ont soulevées mes recherches, je veux dire : 1° la question de la Division cellulaire ; 2° celle de la Valeur de la membrane basale ; 3° celle de la Spécificité cellulaire.

Après quoi, ce sera le moment de conclure.

CHAPITRE IV

Amitose et Mitose

Mon intention n'est pas de procéder dans ce chapitre à une revue générale de la question de la Division cellulaire ; elle vient d'être trop bien traitée par M. le Professeur Henneguy dans ses *Leçons sur la Cellule*.

Me bornant à remettre en lumière un certain nombre de recherches récentes, dans lesquelles les auteurs ont constaté la division directe et la division indirecte, je m'attacherai principalement à ceux des cas ayant plus particulièrement trait aux faits exposés dans ma thèse ; la question de la signification physiologique de l'une et de l'autre, et les théories auxquelles elle a donné lieu, devront m'occuper ensuite, à charge pour moi de prendre position dans cette discussion.

I. — AMITOSE

Le premier mode de division dont je vais m'occuper a reçu plusieurs noms des différents auteurs qui l'ont étudié ; j'adopterai ici le terme de *Division directe* ou *Amitose* que lui a donné Flemming : ce mode consiste, disons-le tout d'abord, essentiellement en la bipartition du noyau par étranglement, suivie ou non de la division en deux du corps cellulaire.

Je vais donc énumérer quelques cas indiscutables d'Amiotose observés dans des cellules appartenant à des tissus très variés.

En 1882, P. Geddes, étudiant la nature et les fonctions des « cellules jaunes » des Radiolaires et des Cœlentérés, constata que ces cellules (véritables algues unicellulaires du « Philozoon »), qui se trouvent presque toujours parsemées irrégulièrement dans le sarcode de ces animaux, se multipliaient très rapidement par la division transverse (ou directe).

Trois ans plus tard, c'est Frenzel qui, se préoccupant de la régénération épithéliale dans le tube digestif des Crustacés, relève dans « les plus jeunes cellules de remplacement » une division nucléaire « semblable à la division directe », avec laquelle est liée une division de la cellule. Il est, dit-il, suffisamment prouvé « dass in den jüngsten Epithelzellen (Ersatz oder Mutterzellen) eine der direkten ähnliche Kernteilung vor sich gehe, und dass mit dieser eine Zellteilung vorhanden sei ».

A la même époque, Kükenthal et Blochmann font des observations analogues: le premier chez les Annélides, le second chez un Arachnide.

Kükenthal observe dans les « cellules lymphoïdes » de ses Vers une division directe du noyau, plusieurs cellules contenant deux ou quatre noyaux. L'auteur pense que la division cellulaire succède à la division nucléaire, et il croit que les cellules à quatre noyaux se transforment en quatre cellules contenant chacune un noyau.

Quant à Blochmann, c'est sur les cellules embryonnaires du Scorpion qu'ont porté ses investigations. « Le début de la

» division, écrit-il, s'accuse très nettement par un étranglement du noyau dans sa région moyenne. Cet étranglement, qui va s'accroissant, n'est, d'ailleurs, accompagné d'aucune modification de la masse nucléaire : il n'y a jamais de division cellulaire en rapport avec la division nucléaire » ; il n'en a, d'abord, jamais observé, et pense avec raison que ce fait négatif est prouvé par la présence dans la séreuse d'un grand nombre de cellules à deux noyaux. Pour lui, les phénomènes qu'il vient de décrire rappellent les divisions directes chez les leucocytes (Bütschli, Flemming). D'après Arnold (1884), dit encore Blochmann, dans les globules blancs de la grenouille, on a encore affaire à des divisions directes ; de même chez les Infusoires et dans les nombreux noyaux des Opalines adultes, d'après Zeller (1875), dans les tissus pathologiques (Hyperplasie aiguë des glandes lymphatiques et de la rate), d'après Arnold. Enfin, dit-il, on le sait, dans les cellules végétales, les divisions directes du noyau sont plus fréquentes que dans les cellules animales.

En 1886, dans un nouveau Mémoire ayant trait à l'intestin moyen des Insectes, Frenzel relève dans l'intestin moyen de l'Hydrophile des divisions directes dans le tissu conjonctif ; on voit, en effet, dans la figure qu'il dessine (Pl. IX ; fig. 26) deux noyaux placés l'un à côté de l'autre ; ils sont d'égale taille, et contiennent chacun un nucléole. Pour cet auteur, cela est très vraisemblable, et on ne doit pas s'étonner de trouver des noyaux conjonctifs qui se sont divisés par amitose.

« Es ist nicht unwahrscheinlich dass hier eine direkte Teilung eines Bindegewebskernes in zwei gleiche Haeften stattgefunden hat, von denen jeder einen solchen Nucleolus bei der Teilung erhalten hat. »

Frenzel ajoute que les cellules épithéliales de cette région intestinale des Insectes, quelles que soient leur structure et leur nature, se divisent suivant le mode amitotique.....

« Die eigentlichen Epithelzellen im Mitteldarm der Insekten.... pflanzen sich auf dem Wege der direkten (amitotischen) Kernteilung.

Aucune véritable exception à cette règle ne lui est connue.

Dans ses conclusions, il insiste encore sur le fait que les cas d'amitose sont plus nombreux que les cas de mitose.

«so wird jetzt doch die Ansicht immer festeren Boden fassen koennen, naemlich dass dieser Kernteilungsmodus nicht nur bei Epithelien überhaupt statthaben kann, sondern dass er bei den wirbellosen Thieren, so weit ausgebreitet ist, dass man vorlaeufig sagen kann, er überwiege den karyolytischen hier bei weitem ».

Une étude histologique de ce même intestin des Insectes a aussi été faite par V. Faussek (1887). Chez l'*Eremobia*, il a noté dans l'intestin terminal de nombreux noyaux, grands ou petits, situés dans des cellules à la base de l'épithélium, et présentant des étranglements plus ou moins profonds qui les divisaient en deux parties égales ou inégales. Ces formes de noyaux, dit-il, rappelaient tout à fait celles que Frenzel a observées dans l'intestin moyen des Crustacés...

« ich fand viele Stadien und Formen die bei Frenzel abgebildet sind. vor ».

Dans le rectum, il observa également des noyaux avec étranglements.

Waldeyer, en 1888, déclarait que, pour lui, « le mode de division amitotique est, en tant que le plus simple, le mode fondamental de la division nucléaire » ; il ne faut donc pas s'étonner si on le rencontre aussi fréquemment.

Verson et Maupas (1889), le premier chez le *Bombyx mori*, le second chez les Ciliés, ont eu l'occasion d'assister à de nombreuses divisions directes; Verson, chez Bombyx et d'autres Lépidoptères, a observé des amitoses suivies d'une division cellulaire.

La régénération de l'épithélium de la vessie chez le chien et la souris est le sujet d'un mémoire de A. S. Dogiel (1890), qui a décrit des divisions amitotiques dans les cellules de la couche supérieure de l'épithélium stratifié. Cet auteur compare ce cas à celui des leucocytes, des cellules géantes, etc. qui se divisent « durch direkte amitotische Kernteilung, oder sogar, richtiger gesagt, durch Knospenbildung ». — Il existe aussi, d'après lui, des amitoses dans les « cellules glandulaires typiques » qui sont le siège d'une sécrétion énergique comme Klein l'a prouvé pour les grandes cellules des glandes cutanées du Triton, dont certaines sont plurinucléées).

En même temps, Balbiani (1890) avait son attention attirée par « un point intéressant de l'histologie de la régénération des cellules épithéliales de l'intestin moyen », c'est-à-dire le mode de division des cellules. Il rappelle dans ce travail que Carnoy a rencontré la division amitotique chez l'*Aphrophora spumaria* et chez plusieurs Crustacés (*Oniscus*, *Ligia*, etc.). Au sujet du Cryptops, il ajoute : « je ne veux pas nier que les jeunes cellules de remplacement de l'intestin ne puissent se multiplier aussi par voie directe, bien que je n'aie jamais réussi à le constater d'une façon certaine ».

Dans les globules du sang, Loewit (1891) n'a jamais constaté qu'un mode de division : le mode direct ou amitotique.

Dans les « *Ergebnisse* » de 1891, je détache et traduis le passage qui a trait à la division nucléaire dans les phénomènes de régénération pathologique: « C'est là une question très discutée. Depuis que Mayzel et Eberth ont décrit des mitoses, d'autres chercheurs, d'accord avec J. Arnold, ont invoqué la division amitotique. En général, cette division se produit dans les premiers moments (de 4 à 24 heures) qui succèdent à la blessure...., il faut avouer que, dans la régénération pathologique, l'amitose est très fréquente.... »

Le mode de division direct peut même quelquefois succéder à l'autre mode, dont nous ne parlerons que plus tard; c'est ainsi que Ziegler (1891), que nous aurons dans la suite de ce chapitre l'occasion de citer souvent, déclare que les noyaux du pérblasté des poissons osseux prennent plus tard une allure singulière, et montrent le phénomène de la division directe ».

Comme Blochmann, dont nous avons tout à l'heure relaté les recherches chez le Scorpion, Johnson (1892) a, lui aussi, dessiné dans son Mémoire les différents stades de la division nucléaire amitotique dans les cellules de la séreuse de l'embryon de ce même Arachnide.

Ranvier, dans une note à l'Institut (1893) sur « les Clasmatoocytes, les cellules fixes du tissu conjonctif et les globules du pus », écrit que, sous l'influence de l'irritation, les Clasmatoocytes se transforment *in situ* en cellules lymphatiques. « Ils reprennent ainsi leur forme embryonnaire. Ils se multiplient alors avec une très grande rapidité par le mécanisme de la division directe ».

Frenzel, étudiant la glande hépatique (1893), dit que les

petites cellules de remplacement reconnaissent les deux modes de division.

« Das Keimlager wird von unreifen Epithelzellen, Zellen-
» bryonen gebildet, die sich sowohl amitotisch wie auch
» mitotisch vermehren ».

Sabatier publie, la même année, une étude très complète sur la « Spermatogénèse des Crustacés Décapodes ». Notre Maître a, dans le cours de ses nombreuses recherches, constaté la fréquence des cas de division directe ; il a attaché, d'ailleurs, une très grande importance à ce mode de division.

S'occupant de l'origine des Protospermatoblastes et des noyaux du blastème, il écrit :

« Les noyaux centrifuges se multiplient comme les noyaux internes par division directe..... » Puis, il rappelle une note à l'Institut de 1885, dans laquelle il émettait son opinion sur l'origine des noyaux du blastème. Voici ce qu'il disait : « Chez les Astacus, notamment, on voit, au début, quelques-uns des noyaux aplatis de la paroi conjonctive du cul-de-sac testiculaire se segmenter par une voie directe... » et, plus loin, l'auteur ajoute : « Sur des Astacus observés au 1^{er} septembre, c'est-à-dire vers la fin de la saison de la Spermatogénèse, j'ai rencontré des spermatoblastes se divisant par voie directe.

Au sujet des noyaux marginaux, Sabatier déclare : « ils restent tout d'abord les mêmes ; mais, quand commencent à apparaître les spermatides, ils grossissent, deviennent géants et se divisent amitotiquement ». Il affirme que « la formation du sperme se fait en partie par voie amitotique, ainsi que la régénération des spermatoblastes ».

Dans une communication sur l'histologie du tube digestif

des Crustacés Décapodes, faite en 1893 à l'Association française, je disais : « Dans bon nombre de mes préparations, » j'ai été frappé de l'abondance dans l'intestin moyen de » ces petites cellules dont parle Frenzel ; il m'a été donné » assez fréquemment d'observer chez elles des divisions » directes... » J'ai aussi fait mention de faits analogues dans mes notes à l'Institut sur les phénomènes de régénération épithéliale dans le tube digestif des Crustacés et dans la vessie de quelques Vertébrés.

Au Congrès de médecine de Rome (1894), G. Bizzozero relate les observations de Barfurth et de Mauwerk sur la régénération des fibres musculaires striées ; d'après ces savants, la régénération dérive toujours des noyaux de la fibre préexistante, ceux-ci se multipliant par scission directe ou par amitose.

Pour Paladino, l'amitose est normale chez les Invertébrés, mais non chez les Vertébrés ; il cite cependant un cas de véritable amitose chez les Mammifères, et, précisément, dans la néoformation placentaire du Cobaye.

Quant à Krompecher, il constate qu'il n'existe pour ainsi dire plus d'espèce cellulaire dans laquelle on n'ait pas décrit d'amitose.

« Heute, giebt es kaum mehr eine Zellenart, wobei die Amitose nicht beschrieben wurde »

Trois ans après avoir fait paraître son Mémoire sur les Décapodes, Sabatier en publiait un second sur « la Spermatogénèse chez les Sélaciens ». Ici encore, nous allons voir que l'auteur s'est souvent trouvé en présence de cette division directe.

Dans la phase de l'évolution des noyaux-germes primitifs groupés en nids ou groupes de germes, « je n'ai pas, dit-il, » observé de division indirecte malgré mes très nombreuses » préparations, et je me crois autorisé à affirmer que la » division directe est le mode de multiplication *exclusif* de » ces éléments très jeunes et doués d'une vitalité très considérable.... »

« Le second processus (suivant lequel prennent naissance » les Protospermatoblastes) est celui dans lequel tous les » protospermatoblastes sont le résultat de la transformation » directe des noyaux-germes en cellules complètes. Or, tous » les noyaux germes proviennent de divisions directes ou » amitotiques. *C'est donc le processus des amitoses qui est de » beaucoup le plus général.* Il y a bien des testicules sur lesquels il existe d'une manière exclusive, et il présente par sa généralité et sa régularité les caractères d'un processus » normal ».

La généralité des protospermatoblastes est toujours due au processus des amitoses.

Je terminerai cette énumération déjà longue de cas d'amitose observés dans ces dernières années, par un dernier exemple.

En 1897, Ranvier invoque ce mode de division pour les leucocytes dont il constate la présence dans la plaie de la plante du pied du cochon-d'Inde. « Les leucocytes, dit-il, » y sont venus par migration, sans doute peut-être aussi se » sont-ils multipliés par division directe ». Déjà, en 1891, il avait vu « des cellules lymphatiques se multiplier deux fois dans l'espace d'une heure, par le mécanisme de la division directe ; six cellules lymphatiques groupées dans le champ du microscope, après s'être divisées, ont fourni, au bout de 45 minutes, un ensemble de 11 cellules.

Qu'il me soit enfin permis de rappeler une Note que mon savant Maître, M. Sabatier, et moi adressions le 7 Novembre 1898 à l'Institut : « La division directe (Amitose), écrivions-nous, jouerait à notre avis un rôle bien plus important qu'on ne le croit aujourd'hui... Nous l'avons observée dans des cellules jeunes et actives... L'Amitose appartient donc à des éléments cellulaires jouissant d'un maximum de vitalité ».

II. — MITOSE

Le second mode de division cellulaire se distingue essentiellement du mode amitotique ou direct par ce fait, que le noyau ne se contente pas de s'étrangler ; il montre dans son sein de nombreuses modifications : il entre en mouvement ; ses éléments se déplacent, changent de forme, se groupent entre eux, donnant ainsi naissance à des figures des plus élégantes.

Ce mode a reçu, lui aussi, plusieurs noms ; je n'ai pas à entrer ici dans les détails du mécanisme de ce processus, pas plus que dans les détails de synonymie ; je me contente de citer le terme « Mitose » proposé par Flemming, et que j'adopterai dans cette exposition ; j'emploierai, d'ailleurs, indifféremment les expressions : « Mitose », « division mitotique » ou « division indirecte » par opposition avec l'« Amitose », la « division amitotique » et la « division directe ».

La fréquence des cas de mitoses dans les différents tissus est tellement considérable que je tiens tout d'abord à prévenir le lecteur : j'ai cru devoir, dans le choix de mes exemples, me limiter au minimum, dirai-je. Mon but n'est pas, en effet, d'énumérer toutes les divisions indirectes relevées

par les histologistes ; loin de là ! je ne passerai en revue qu'un nombre très restreint de ces dernières, m'adressant de préférence aux auteurs qui m'ont déjà fourni d'utiles renseignements au sujet de la division directe.

Pfitzner, étudiant les glandes intestinales de la Salamandre, y observe de nombreuses mitoses, tandis qu'il n'en trouve aucune dans l'épithélium intestinal ; il leur attribue une grande importance dans le remplacement des cellules glandulaires qui tombent après avoir produit leur sécrétion.

Dans l'intestin moyen du Cryptops, Frenzel distingua, sous le point de vue de la division cellulaire, les éléments épithéliaux proprement dits des éléments glandulaires : les premiers se multipliant par voie directe, les seconds par voie indirecte.

« Mes coupes de l'intestin moyen de l'hydrophile, du hanneton, etc, dit-il, me montrèrent dans presque chaque crypte une ou deux figures mitotiques ».

Il a aussi vérifié la présence de mitoses dans l'épithélium de l'hépatopancréas de l'écrevisse ; elles présideraient, d'après lui, à l'accroissement de l'organe.

Bizzozero, dans une série de Mémoires qu'il publia de 1889 à 1893, s'est occupé de la régénération cellulaire dans les glandes en tube d'un très grand nombre d'animaux. Il a constaté dans ces organes une abondance de divisions indirectes vraiment remarquable ; c'est ainsi que, dans chacune des glandes rectales de la souris, il a compté de cinq à huit mitoses, et même davantage ; l'examen de l'épithélium de l'estomac et de l'intestin du chien, celui de l'épithélium des glandes duodénales du chien et de la souris lui ont donné

les mêmes résultats ; si ces divisions sont plus rares dans l'épithélium intestinal du triton, puisque dans 500 coupes il n'a vu que 3 mitoses très nettes, elles sont, en revanche, très nombreuses dans les bourgeons sous-épithéliaux. Les glandes du rectum et du côlon du lapin, l'intestin du lézard, de la grenouille, les glandes intestinales de l'Hydrophile, les saillies sous-épithéliales du Dytique et l'intestin des Acridiens ont permis à Bizzozero d'assister à une véritable floraison de mitoses.

Balbiani, à propos du Cryptops, écrit : « Si je m'en rapporte à mes observations personnelles, la division a lieu, sinon toujours, du moins dans un certain nombre de cas, par karyokinèse (Mitose) ; j'ai observé effectivement plusieurs fois, dans la région de l'épithélium où se forment les jeunes cellules de remplacement, des figures de division karyokinétique ».

Ces mêmes divisions ont été décrites par Henneguy dans le germe de la truite.

Barfurth, au cours de ses études sur la régénération des tissus, a vu tellement de mitoses typiques dans ses préparations, qu'il admet la division nucléaire et cellulaire indirecte comme le mode normal pour la régénération des muscles striés, comme pour celle des autres tissus.

« Ich habe bei meinen Objecten so viele typische Mitosen gefunden, dass ich auch für die Regeneration der quergestreiften Muskeln, wie für die der übrigen Gewebe die mitotische Kern- und Zellteilung als den normalen Modus ansehe.

La même année, Ziegler proclame, et vom Rath avec lui, l'importance absolue et exclusive de la mitose. Il la consi-

dère comme phylogénétiquement très ancienne, et ajoute qu'elle est très répandue chez les végétaux et les animaux les plus inférieurs.

Ces deux savants ont, chez les écrevisses jeunes, rencontré des mitoses dans l'intestin moyen ; mais chez les écrevisses déjà âgées, c'est en vain qu'ils les ont cherchées ; toutefois, dans leurs conclusions, ils admettent que les cellules de l'intestin moyen et de l'intestin terminal se régénèrent par la voie indirecte et non par amitose.

Ils ont constaté des cas de mitose chez des Isopodes, des Amphipodes, etc. Pour eux, chez les Arthropodes, dans tous les tissus où a lieu une grande consommation de cellules, il existe des cellules régénératrices qui se divisent mitotiquement.

Carl Rabl et Zander affirment que le processus indirect de la division nucléaire est de beaucoup le plus répandu et le plus important : « die indirecte oder karyokinetische Zellteilung, dit Rabl, ist der bei weitem häufigste und wichtigste Process der Zellenvermehrung..... » ; presque partout où on a vu avec netteté une division cellulaire — dans l'épithélium, l'endothélium, le tissu conjonctif, les muscles lisses ou striés, le système nerveux central — cela s'effectue d'après lui, par la voie karyokinétique.

A côté des divisions directes si fréquentes dans les jeunes éléments du testicule des Sélaciens, Sabatier a relevé quelques divisions indirectes : « Dans les cas les plus rares, la cellule complète, unique dans le nid de germes, se divise mitotiquement, c'est-à-dire par voie indirecte, avant qu'une autre cellule du groupe se soit complétée..... C'est à un cas de mitose très précoce que l'on observe quelquefois, mais

qu'il faudrait bien se garder de prendre pour la règle générale, ainsi que l'ont fait Swaën et Masquelin..... Il ne faut pas oublier que ce processus des mitoses précoces ne produit que des Protospermatoblastes. ... Ce processus est exceptionnel, et ne constitue jamais un processus général pour tous les protospermatoblastes d'une même ampoule... »

Aux yeux de Renault, la division mitotique est le mode de segmentation par excellence.

Dans ses récentes expériences sur les Annélides, Hescheler spécifie que, dans les premiers jours (de 5 à 7 jours) qui suivent l'intervention, on ne voit aucune mitose... ni dans l'épithélium du corps, ni dans l'épithélium intestinal, ni nulle part dans les régions voisines. Par contre, à un stade plus avancé, on a affaire à de nombreuses mitoses, surtout dans le nouvel épiderme ».

J'ai moi-même, on l'a vu, observé des divisions indirectes dans les cellules épithéliales de l'écrevisse, dans les globules du sang intraépithéliaux, dans la glande hépato-pancréatique du Scyllare, dans l'intestin de l'*Acridium Ægyptium*, de l'Hydrophile, du hanneton, dans les bourgeons sous-épithéliaux du triton et dans l'utérus de la souris (aussi bien dans l'épithélium que dans la région conjonctive).

En résumé, on doit reconnaître que la division indirecte (mitose) est très répandue ; nous allons, d'ailleurs, avoir bientôt l'occasion de nous demander quelle est la signification physiologique qui doit lui être attribuée.

III. — TERMES DE PASSAGE ENTRE L'AMITOSE ET LA MITOSE

On serait tenté, *a priori*, de considérer comme deux modes absolument différents de division cellulaire la Mitose et l'Amitose ; il faut reconnaître, en effet, que la division indirecte, telle que l'ont observée la plupart des auteurs, avec ses différents stades très nets se succédant suivant un ordre déterminé, ne peut pas être confondue avec la division directe, caractérisée par l'étranglement pur et simple du noyau.

Mais on peut quelquefois se trouver en présence de divisions indirectes beaucoup moins compliquées, de mitoses beaucoup moins franches, et, dans certains cas même, on peut être embarrassé sur la question de savoir si on a affaire à une division amitotique ou à une division mitotique.

Je crois devoir m'arrêter un moment sur ce sujet avant d'aborder la question de la signification physiologique des deux divisions.

Je n'insisterai pas sur l'importance que présente la constatation de termes de passage entre les deux modes amitotique et mitotique de la multiplication cellulaire.

Arnold s'est préoccupé des relations qui peuvent exister entre les divisions nucléaires directe et indirecte. Il s'est posé la question suivante : Existe-t-il en fait deux « formes de division différentes » qui ne reconnaîtraient aucun intermédiaire entre elles, ou bien y a-t-il une forme fondamentale de la division nucléaire qui serait susceptible de se modifier à l'infini ? En un mot, les modifications si nombreuses que l'on constate dans la multiplication des cellules

ne sont-elles pas comme les membres d'une même famille dérivant d'une souche unique et descendant les uns des autres?

« Gibt es in der That zwei verschiedene Theilungsformen,
 » die keine vermittelnden Uebergaenge haben, oder gibt es
 » nur eine Grundform der Kernteilung, die aber, wie fast
 » alle verwickelten organischen Vorgaenge unter verschiedenen
 » Bedingungen mannichfach abaendert, so dass alle diese
 » verschiedenen Abaenderungen nur Glieder einer Reihe
 » darstellen, die alle von einer Grundform und eins vom
 » andern ableithar sind? »

Pour lui, cette forme fondamentale existe : c'est le mode amitotique ; il considère la voie mitotique comme le chemin le plus direct, le plus sûr et le plus simple à suivre pour aboutir à une exacte bipartition de la substance chromatique, résultat qui est, en effet, le but final de la division indirecte.

« Ich muss gestehen dass ich, auch nach den Einwanden
 » Tangl's und Strasburger's mich nicht von dem Gedanken
 » losmachen kann, dass die Kernteilung ein einheitlicher
 » Vorgang sei mit der einfachen Remak'schen amitotischen
 » Teilung als Grundform..... Die Mitosen sind der geradeste,
 » sicherste und einfachste Weg die exacte Zweiteilung der
 » chromatischen Substanz herbeizuführen ; dies wird wohl
 » als das Ziel der Karyokinese betrachtet werden müssen ».

Johnson, de son côté, au cours de ses recherches sur « les enveloppes embryonnaires du scorpion », déclare que la Mitose et l'Amitose ne seraient pas des processus indépendants.

Sabatier, dans ses travaux déjà cités, relatifs à la spermatogénèse des Décapodes et des Sélaciens, a fait à ce sujet de très curieuses observations qui, on va le voir, tendent bien à jeter un pont entre ces deux modes de division.

Chez les Décapodes, il a décrit un processus de division dans les noyaux du blastème testiculaire qu'il désigne sous le nom de *Division directe* du noyau par voie de *pulvérisation nucléinienne*, et voici le jugement qu'il porte sur ce processus : « Sommes-nous en présence d'une forme de la division directe ou de la division indirecte du noyau ? Au premier abord, la réponse paraît facile, et il est naturel qu'on songe immédiatement à une division directe..... On n'aperçoit pas, en effet, de figure cinétique ; la membrane nucléaire n'est pas détruite, ne disparaît pas ; couronnes équatoriales et polaires, fuseau, font complètement défaut, ce qui est déjà très significatif..... Mais d'un autre côté, si l'on considère les mouvements de l'élément nucléinien que nous avons constatés, il peut naître dans l'esprit quelques scrupules à ne pas reconnaître des *affinités réelles* entre ce processus de division et le processus cinétique.

En somme, le processus de division cinétique, considéré dans ses grands traits, et abstraction faite des variations dans les détails, se résume pour ce qui a trait au noyau, en mouvements de l'élément nucléinien et en mouvements du suc nucléaire et de la membrane nucléaire ».

L'auteur expose ensuite les rapprochements possibles à établir entre les deux modes de division, et déclare que, en supposant que ces rapprochements ne fussent pas justifiés, il n'en resterait pas moins vrai que le mode de division qu'il a décrit se trouve avoir avec la cinèse des points de contact dignes de remarque..... « La caryocinèse est loin de se présenter toujours avec ce cortège de mouvements et de transformations dignes du miniaturiste, et qui sont si propres à exciter l'admiration. Il y a des formes dégradées et inférieures de la caryocinèse, formes cependant authentiques, auxquelles manquent bien des phases de ce merveilleux

processus, et où, pour ainsi dire, l'élégante complexité des phénomènes a été singulièrement réduite ».

Carnoy a cité, chez les Décapodes, quelques exemples de caryocinèse où ce dernier processus avait perdu de ses caractères pour se rapprocher de la division directe, et cela, à une période avancée de la spermatogénèse.....

J'ai moi-même, dit Sabatier, observé très fréquemment ces formes inférieures de la caryocinèse..... : « mes observations très multipliées m'ont conduit à des résultats intéressants qui démontrent des formes de transition assez nombreuses entre la caryocinèse proprement dite et la division par pulvérisation de l'élément nucléinien.....

Je constate que les faits par moi observés viennent à l'appui de l'opinion émise par Johow, Strasburger, Pfitzner, Carnoy, que la division cinétique et la division acinétique ne sont pas des processus absolument différents, mais des modifications d'un même processus reliées entre elles par des transitions graduelles..... Je conclurai avec Carnoy que « plus on interrogera la nature, plus on trouvera que la caryocinèse n'a rien d'immuable, mais qu'elle descend par des degrés insensibles jusqu'à se rencontrer avec la division acinétique », et, plus loin : « J'ai particulièrement observé des formes simplifiées et inférieures de la cinèse chez les Pagurides. On y rencontre une série de modifications de la caryocinèse qui relie assez naturellement les modes de division indirecte à la division directe.... »

Le même phénomène de division directe ou amitose par voie de pulvérisation nucléinienne a été aussi observé par le même auteur chez les Sélaciens.

J'ai cru devoir extraire ici cette longue citation du Mémoire de mon Maître, parce qu'on y trouve des arguments péremptoirs en faveur de la parenté qui existerait entre la division directe et la division indirecte.

En somme, pour Arnold, Johnson et Sabatier, il n'y a pas un fossé entre l'Amitose et la Mitose ; mais, au contraire, de nombreux points de liaison et même de contact : les formes inférieures de la Mitose se rapprochant beaucoup de l'Amitose.

Sans vouloir insister sur les formes de passage entre les divisions directe et indirecte, je reproduis encore l'opinion de Krompecher, de Budapest ; comme on va le voir, ce savant abonde dans le même sens, et, pour lui, les deux divisions en question ne seraient pas complètement indépendantes. Il a étudié l'ostéosarcome, et ces recherches ont été le point de départ de son travail intitulé : « La division nucléaire indirecte multiple », « die mehrfache indirecte Kernteilung ». Il déclare qu'il a surtout eu en vue « la mitose dans les cellules plurinucléées et les relations qui peuvent exister entre la Mitose et l'Amitose ».

Il commence par en douter ; puis, après avoir relaté des confusions faites par certains auteurs entre la mitose et l'amaritose, il se pose la question : Entre la division directe et la division indirecte, y a-t-il quelque rapport ? et il conclut de ses observations que ces deux modes sont, pour ainsi dire, deux moments d'un processus de transformation », et il affirme qu'un lien existe entre eux.

« Diesen *Zusammenhang* zwischen Mitosis und Amitosis gelang es mir nun auf Grund meiner Untersuchungen mit *vollster Bestimmtheit* nachzuweisen ».

Je viens, dans les trois paragraphes précédents, de pré-

senter successivement un certain nombre de cas très nets de divisions nucléaires appartenant aux deux modes : direct et indirect, et j'ai cité l'opinion de quelques auteurs d'après laquelle il existerait entre ceux-ci des transitions insensibles.

Je passe immédiatement à la dernière partie de ce chapitre, et me propose de répondre à cette question : Quelle est la signification physiologique de ces deux divisions ?

SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DE L'AMITOSE ET DE LA MITOSE

Tous les histologistes s'accordent à reconnaître que la Mitose a une grande importance et joue un rôle essentiel dans le phénomène de la régénération cellulaire, mais il y a entre eux divergence, et divergence absolue au sujet de l'Amitose. Pour certains, ce processus aurait une raison physiologique ; il en serait complètement dépourvu pour d'autres.

Je vais donc diviser les auteurs en deux groupes suivant qu'ils considèrent l'amarose comme un mode de division pathologique ou physiologique.

Parmi les savants qui refusent toute influence rénoverice à la division directe, je ferai un choix et n'en citerai que deux ou trois qui seront pour nous les porte-parole dans ce débat.

Ziegler et vom Rath se sont tout spécialement intéressés à cette discussion ; le premier lui a consacré un article dans le « biologisches Centralblatt ». Pour eux, la division nucléaire amitotique marque toujours la fin de la série des divisions ; de plus, la division mitotique ne pourrait jamais succéder à

la division directe, « celle-ci n'existant que dans les noyaux des cellules qui président à des phénomènes extrêmement intenses de sécrétion ou d'assimilation ; aussi n'est-elle pas rare dans les cellules glandulaires types ».

Ils nient tout caractère régénérateur dans la division directe chez les Arthropodes, et ils énoncent une véritable loi : « La régénération se fait toujours par mitoses... » « les jeunes cellules se divisent toujours mitotiquement ». Pour ces auteurs, en un mot, une cellule dont le noyau présente le phénomène de l'amitose est fatalement frappée de mort.

C. Rabl déclare que la division directe n'est pas comparable comme importance à la division indirecte.

« Gegenüber der karyokinetischen Teilung, tritt die direkte ganz in den Hintergrund. »

Krompecher admet que les deux processus de division puissent se rencontrer dans une cellule, et que l'amitose succède à la mitose ; mais cette dernière seule serait un mode de multiplication « progressive », l'amitose représentant un mode « régressif », un mode de dégénérescence. Il regarde donc, lui aussi, comme destiné à une fin prochaine tout élément qui se divise directement.

Enfin, Henneguy, dans ses *Leçons sur la Cellule*, rappelle l'opinion de la majorité des cytologistes qui considèrent le mode direct comme « marquant le terme de la période de reproduction de la cellule. Dans les cellules âgées, de grande taille, c'est-à-dire dans les cellules qui sont les derniers représentants d'une longue suite de générations, et qui continuent à s'accroître sans se diviser, la bipartition directe du

noyau est souvent suivie d'un autre phénomène auquel on a donné le nom de fragmentation ».

Qui dit : Amitose, dit : Mort ! telle est la formule devant laquelle ne reculeraient pas Ziegler ni vom Rath ; c'est contre elle que vont protester les savants qu'il me reste maintenant à citer.

Dans la glande hépatopancréatique de l'écrevisse, Frenzel a constaté, nous l'avons vu, de nombreuses mitoses ; elles ont, d'après lui, pour but l'accroissement de l'organe, tandis que ce sont les amitoses qui présideraient au remplacement des cellules glandulaires usées. Il admet que la division nucléaire amitotique est une vraie multiplication cellulaire, « eine wahre Zellvermehrung ». Il a trouvé dans les cellules basales jeunes de l'épithélium de l'intestin moyen des Arthropodes des noyaux qui se divisaient directement, et il écrit : « S'il ne s'opérait pas de division cellulaire, les cellules adultes devraient posséder plusieurs noyaux, ce qui n'est jamais le cas ». Et, à propos de cette division, il se demande même « si l'amitose, mode de division rapide, n'est pas mieux en place que la mitose dans les glandes, où, à cause de la sécrétion, elles doivent se renouveler le plus vite possible ».

Verson a vu dans les testicules du *Bombyx mori* des mitoses succéder aux amitoses ; il constate qu'on n'a pas ici le droit de prétendre que la division directe représente la fin d'une série de divisions.

« Im vorliegenden Falle kann auch davon die Rede nicht » sein dass die amitotische Kernteilung das Ende einer Reihe » von Teilungen darstelle ».

Meves a fait la même observation que Verson sur les spermatogonies de la Salamandre.

Ranvier, je l'ai déjà dit, insiste sur la rapidité de la division directe des cellules lymphatiques amiboïdes.

Loewit admet les deux significations pour la division directe. Dans les globules du sang de l'écrevisse et dans les leucocytes de la lymphe du lapin, il a constaté une division cellulaire qui succédait à une division nucléaire amitotique ; du moins pour les leucocytes, il reconnaît une amitose régénératrice, mais il ajoute qu'il existe certainement à côté de cette dernière une division directe qui indique une dégénérescence nucléaire.

Paladino rappelle que Flemming a établi que « l'amitose est un processus normal et physiologique chez les Protozoaires et chez un grand nombre d'Invertébrés ». Quoiqu'il en soit, « j'ai observé, dit-il, un cas de véritable amitose chez les Mammifères, et précisément dans la néoformation placentaire du cobaye ».

En 1896, Schaudinn, dans son étude sur le Centrosome des Héliozoaires, a constaté que des noyaux qui viennent de se diviser suivant le mode direct (amitose) sont capables de se diviser suivant le mode indirect (mitose)¹.

Waldeyer m'exposait son opinion dans une lettre récente dont il m'honorait ; autrefois de l'avis de Ziegler et de vom Rath, il se range aujourd'hui du côté de ceux pour qui l'amitose n'est pas condamnée à n'être qu'un phénomène précurseur de dégénérescence et de mort, mais peut encore avoir de l'importance pour la prolongation de la vie des cellules,

¹ Observation à rapprocher de celle de Verson que je viens de citer.

des Protozoaires et des Protophytes. L'amitose, à ses yeux, serait aussi essentielle que la mitose et jouerait un rôle actif, tout comme cette dernière. Ce savant attribue sa conversion à un travail de Schaudinn¹ et à ses propres observations sur les cellules du cartilage.

« theile ich ergebenst mit, dass ich früher allerdings
 » die Meinung Ziegler's und vom Rath's zu theilen geneigt
 » war, jetzt jedoch mich auf Seite derjenigen stellen moe-
 »chte, welche die Amitose nicht nur als eine letzte — ich
 » moechte sagen « Absterbetheilung » oder « Degenerations-
 » theilung auffassen, sondern ihr auch einen Werth für die
 » weitere Fortpflanzung der Zellen, oder der den letzteren glei-
 » chwerthigen einzelligen Thieren und Pflanzen (Protozoen
 » und Protophyten) beimessen — Demnach würde also unter
 » Umstaenden die Amitose der Mitose in dieser Beziehung
 » gleichwerthig sein, und es würde ihr dann eine « active
 » Rolle », wie Sie es sagen, zufallen.

« Ich bin zu dieser Ansicht, die also der Ihrigen zustimmt,
 » geführt worden, einmal durch die Beobachtungen von
 » Schaudinn, und dann durch aeltere eigene Beobachtungen
 » an Knorpelzellen, die ich nicht veroeffentlicht habe ».

D'après Balbiani et Henneguy, il faut admettre une Amitose proliférante, physiologique, plus rapide que la Mitose, et qui paraît suppléer celle-ci lorsque les phénomènes compliqués de la karyokinèse n'ont pas le temps de se produire.

M. le Professeur Chatin soutenait, lui aussi, récemment qu'il peut exister une amitose régénérative :

« ... La prééminence semblerait donc assurée à la division directe, dont le processus est plus simple, dont les effets sont

¹ Ueber Kernteilung mit nachfolg. Körperteilung bei *Amœba crystalligera* (Stzngsber. der Preuss. Acad. d. Wiss. 1894).

plus prochains ; en réalité, elle appartient à la division indirecte. Dès lors, une question se pose : quelle signification fonctionnelle convient-il d'attribuer ici aux deux formes de la cytodiérèse ? Doit-on leur reconnaître une inégale valeur ? L'une d'elles serait-elle seule féconde, l'autre fatalement stérile ? En ces dernières années, plusieurs cytologistes ont opiné dans ce sens, représentant la mitose comme l'unique mode physiologique de cytodiérèse. Seule cette division indirecte eût pu donner des cellules capables de se reproduire ; seule elle eût été *régénérative*, tandis que la division directe n'eût été que *dégénérative*.

Cette distinction est sans doute fondée pour les cas où on l'a admise, mais on a eu tout au moins le tort de vouloir la généraliser trop hâtivement.

Elle est loin d'être toujours justifiée : plusieurs exemples cités par MM. Guignard, Balbiani, Lœwit, etc. montrent qu'il existe une amitose franchement régénérative, et à la suite de laquelle les éléments sont aptes à se multiplier. Mes recherches m'ont présenté des faits analogues.

Il en est du dualisme qu'on s'est efforcé de créer entre les deux formes de division comme de l'antagonisme qu'on a voulu proclamer entre le noyau et le protoplasme de la cellule. Les deux modes de cytodiérèse (dont l'intime parenté s'affirme si nettement chez les Infusoires) concourent au même but, de même que les organes de la cellule assurent les divers actes de sa vie. Ce qu'on doit reconnaître en eux, c'est la fraternité et l'harmonie, non la lutte et l'antinomie. »

Chez les végétaux et chez les animaux, Zander admet qu'une division cellulaire peut être consécutive à une division nucléaire directe : il attribue à cette dernière une signification pathologique.

Le rôle actif de l'amitose a donc eu de nombreux partisans, mais ce sont les travaux de Sabatier qui, certainement, ont contribué le plus à lui donner l'importance qu'on commence à lui reconnaître aujourd'hui. Je renvoie à ce sujet le lecteur à ses deux Mémoires sur la Spermatogénèse des Décapodes et des Sélaciens, et je me contente, ici, de courts emprunts.

Sabatier, discutant les théories de vom Rath, dit qu'« elles ont le tort d'avoir pour point de départ cette idée préconçue et trop généralisée, que tout élément qui a subi la division amitotique ne saurait poursuivre son développement, et est appelé à périr »...

« ... Contrairement à vom Rath, j'affirme que la formation du sperme se fait en partie par voie amitotique ainsi que la régénération des spermatoblastes, et que la présence de la division amitotique... établit qu'il n'est pas juste de considérer cette division comme ne se produisant que chez les éléments près de mourir..... Il faut considérer cette division comme un mode pouvant appartenir à des éléments très jeunes et à division très active.... La division directe est peut-être inférieure à la division mitotique comme qualité et perfection de processus. Mais elle lui paraît supérieure comme quantité et rapidité..., la division amitotique appartient plutôt aux éléments imparfaits soit par jeunesse, soit par vieillesse; la division mitotique appartient plutôt aux éléments développés et parfaits... »

Conclusion.

J'ai eu, dans le cours de mes recherches, l'occasion d'observer un très grand nombre de divisions cellulaires dont je me suis contenté de relater quelques cas dans le chapitre III du présent travail.

Je crois bon de rappeler ici ces exemples avant de conclure.

Je commencerai par les divisions indirectes: La figure 15 de la Planche VI représente une coupe faite dans l'intestin moyen de l'écrevisse. On y voit une très jolie mitose intéressant un noyau situé près de la lumière intestinale.

Dans la Planche VIII, les figures 11 et 13 montrent deux cas de division indirecte dans l'intestin du triton; dans ces deux figures, le noyau intéressé se trouve, non dans la saillie sous-épithéliale, mais dans l'épithélium même.

Enfin, on examinera aussi, dans la Planche X, les figures 7, 10, 15, 22 et 26.

Ici, nous avons affaire à l'épithélium utérin de la souris; j'insiste sur ce fait que les noyaux en voie de division se trouvent soit dans l'épithélium, soit aussi dans le tissu conjonctif.

Quant aux exemples d'amitoses, je les ai observés: dans l'intestin moyen de l'écrevisse, dans la région conjonctive (Pl. I, fig. 2, 6) et dans les cellules de remplacement de l'épithélium (Pl. I, fig. 9); dans les glandes en tube de l'intestin du Dytique (Pl. V, fig. 18), dans l'épithélium vésical de la vache (Pl. X, fig. 5), dans l'épithélium utérin de la souris blanche (Pl. X, fig. 6), et enfin dans le tissu conjonctif de la région duodénale de la grenouille (Pl. XI, fig. 2).

Ces cas de divisions directes ou indirectes, dans des éléments jeunes ou peu différenciés, me conduisent à me rallier aux conclusions des auteurs dont je viens d'analyser les travaux dans le dernier paragraphe. Pour moi, l'amitose peut, comme la mitose, présider à la régénération des tissus, et n'est pas le moins du monde synonyme de dégénérescence ou de mort.

Voici, d'ailleurs, l'opinion rappelée déjà en partie, page 88,

que j'émettais à ce sujet avec Sabatier dans une Note à l'Institut (7 novembre 1898) :

« La division directe (amitose) jouerait, à notre avis, un rôle bien plus important qu'on ne le croit aujourd'hui ; on ne doit pas l'opposer à la division indirecte (mitose), car il existe entre elles de nombreux termes de passage.

La division directe ne serait pas infailliblement, comme beaucoup d'histologistes le pensent, un signe de décadence et de mort pour la cellule ; nous l'avons observée dans des cellules jeunes et actives, et notamment c'est elle qui se produit exclusivement dans les éléments qui forment les groupes ou nids de noyaux destinés à fournir les spermatoblastes, et qui représentent, par conséquent, des éléments doués d'une grande activité cellulaire et d'une vitalité exceptionnelle.

L'amitose, procédé plus simple et plus rapide que la mitose, appartient donc, dans ce cas et dans d'autres, à des éléments cellulaires jouissant d'un maximum de vitalité ».

CHAPITRE V

La Membrane basale.

J'ai eu, dans le cours de mes recherches, à examiner tout spécialement la région intermédiaire entre les épithéliums et le tissu conjonctif sous-jacent ; aussi ai-je eu l'occasion de faire de la membrane basale un examen très minutieux, examen dont je me propose de résumer rapidement ici les résultats.

Je passerai successivement en revue les opinions courantes concernant l'origine, la situation, la morphologie et la valeur de cette membrane, réservant pour la fin de ce chapitre l'énoncé de mes conclusions, déduites de mes observations personnelles.

A. Origine de la Basale.

Dans son Précis d'histologie, Mathias Duval se prononce catégoriquement en faveur de son origine épithéliale. « On discute encore, dit-il, la question de savoir si la membrane vitrée est produite par les cellules épithéliales sus-jacentes ou par le tissu conjonctif sous-jacent.

Pour nous, il n'y a pas de doute à avoir à cet égard », et il cite, en effet, un cas très significatif à ce sujet d'une région

où, deux épithéliums étant *immédiatement* en contact, on voit apparaître sur la ligne de séparation une membrane vitrée.

Sabatier, de son côté, décrit dans le tube séminifère des Décapodes et des Sélaciens une membrane basale qui est nettement d'origine conjonctive.

Quant à Hermann et Tourneux (in Testut), ils pensent que la membrane basale sur laquelle repose la couche unique de cellules constituant l'épithélium intestinal, n'est qu'un tassement de chorion muqueux.

Il me suffit d'avoir cité ces divers auteurs pour montrer que les savants ne s'entendent pas aujourd'hui sur l'origine (épithéliale ou conjonctive) de la Basale.

B. Situation de la Basale.

Disons tout d'abord que la membrane basale peut faire défaut ; elle n'existe pas au-dessous de tous les épithéliums, comme on va le voir tout de suite :

Dans ses belles études sur les Annélides tubicoles, Soulier ne l'a pas toujours trouvée ; c'est ainsi que, chez *Myxicola*, il se pose la question : la membrane basale existe-t-elle ? et il déclare ne pouvoir répondre d'une façon positive ; il nie sa présence dans le bouclier du genre *Protula*.

Vitzou, dans les téguments des Décapodes, s'est souvent trouvé en présence d'épithéliums reposant directement sur le tissu conjonctif ; je me contente de renvoyer le lecteur, pour s'en assurer, à quelques-uns des dessins qui accompagnent sa thèse ; par exemple : Pl. XXIII, fig. 4 ; Pl. XXIV, fig. 7, 8, 9, 11 ; Pl. XXV, fig. 16 ; Pl. XXVI, fig. 21, 23, 27 ;

Pl. XXVII, fig. 32 et, enfin, Pl. XXVIII, fig. 39. Il est absolument impossible de distinguer dans ces coupes la moindre trace de basale.

Dans l'uretère, Kann et Hamburger ne voient jamais de membrane basale séparant le tissu conjonctif d'avec l'épithélium.

On peut, d'ailleurs, observer quelquefois une membrane basale non plus sous l'épithélium (ce qui est la règle), mais sous un tissu lui-même sous-épithélial. « Dans la plupart des cas, dit Soulier, dans l'épiderme des Serpuliens, la membrane basale se trouve au-dessous de la couche sous-épidermique...; on a aussi un exemple de cette disposition dans le clitellum du *Lumbricus communis*... »

C. Morphologie de la Basale.

La basale serait toujours, d'après Duval, « une mince couche d'une substance transparente et hyaline ».

Pour Sabatier, dans le tube séminifère des Sélaciens et des Décapodes, ce serait, à l'origine, un feutrage de fibres conjonctives qui, plus tard, s'amincirait, se tasserait, les noyaux qu'il contient étant eux-mêmes de plus en plus comprimés et aplatis.

Dans les téguments des Décapodes, Vitzou cite chez le Homard, « à côté des cellules qui forment l'épithélium chitino-gène..., d'autres ayant la forme parfaitement cylindrique, et, dans ce cas, on peut distinguer facilement, surtout dans des préparations colorées, une membrane formée de fibres

conjonctives. La position de cette membrane à la partie inférieure des cellules cylindriques lui a valu le nom de membrane basale.

Sur les coupes transversales ou longitudinales de l'intestin moyen du *Cryptops*, Balbiani décrit « une tunique propre ou conjonctive, mince membrane homogène qui ne se colore que difficilement par les réactifs, comme chez les *Arthropodes* en général¹ ; elle apparaît comme une ligne claire et brillante qui sépare la couche épithéliale placée en dedans, de la couche musculaire située en dehors. C'est dans toute la force du terme un « *basement membrane* » servant de soutien et d'insertion aux cellules épithéliales... »

Elle est quelquefois stratifiée dans l'épiderme de la lèvre inférieure de l'*Axolotl*.

Nous avons déjà vu que, pour Hermann et Tourneux, cette membrane n'est qu'« un tassement du chorion muqueux » ; pour Hugo Kann, la membrane basale serait, dans l'uretère, formée par les extrémités inférieures des prolongements des cellules moyennes de l'épithélium.

Citons enfin l'exemple de certaines *Annélides*, chez lesquelles Michel parle d'une basale qui semble n'être d'abord qu'un feutrage de fibrilles.

D. Valeur de la Basale.

Le principal rôle d'une basale doit être de servir d'insertion et de soutien à l'épithélium placé au-dessus d'elle, épithélium qu'elle sépare du tissu conjonctif sous-jacent.

¹ C'est bien là la membrane basale sous-épithéliale que j'ai rencontrée chez presque tous mes *Arthropodes*.

Demandons-nous si les basales répondent toujours à ce besoin et atteignent ainsi toujours leur but : Le fait que cette membrane manque dans beaucoup de cas prouve bien qu'elle n'est pas indispensable, et Fauvel paraît avoir raison lorsqu'il écrit : « Quant au rôle de la membrane basale, nous pensons qu'on l'a beaucoup exagéré depuis quelque temps. »

Elle est, d'ailleurs, loin d'être toujours continue, et ne s'oppose pas à ce que des prolongements, partant des cellules de la couche sous-épidermique (cas du *Spirographis* cité par Soulier) la traversent et se perdent dans le tissu muqueux de la couche des muscles circulaires ; il en est de même dans la lèvre inférieure de l'*Axolotl*, où des prolongements des cellules placées au-dessus d'elle la traversent et pénètrent dans le derme.

Il est donc reconnu aujourd'hui que cette basale a très peu de valeur comme membrane de soutien ; mais une autre fonction, tout à fait importante celle-là, lui serait dévolue d'après Sabatier.

« Les noyaux de la membrane propre de l'acinus ou du diverticule testiculaire des Décapodes, dit cet auteur, se divisent et forment çà et là de petits couples de noyaux semblables en tout au noyau primitif. Ces petits couples sont toujours situés dans un espace aplati provenant du dédoublement ou clivage de la membrane propre du testicule et renfermant une petite quantité de protoplasme autour des noyaux... ; des divisions successives aboutissent à la formation de groupes plus ou moins nombreux de petits noyaux aplatis et pressés les uns contre les autres... Ces noyaux sont l'origine des spermatoblastes... »

Ces mêmes phénomènes se passent aussi chez les Sélaciens.

E. Résumé et Conclusions.

Je vais maintenant reprendre mes observations concernant la Basale, en suivant l'ordre de mes planches, auxquelles je renverrai le lecteur.

Planche I. — Dans l'intestin de Pagurus (fig. 3, 12, 14), on trouve une membrane basale très mince qui peut, comme on le voit, être rompue par des éléments conjonctifs et disparaître, du moins momentanément, devant eux.

L'intestin moyen d'Astacus (fig. 10) montre aussi une fine basale qui cède sous la poussée des petites cellules conjonctives situées au-dessous-d'elle.

Planche II. — Le même phénomène se passe dans l'intestin de Diogenes (fig. 1 et 3) et d'Acridium (fig. 6). Quelquefois même, cette membrane se clive, comme je l'ai observé dans les coupes faites dans l'intestin de Scyllarus et représentées dans les figures 11 et 12.

Planche IV. — Chez Scyllarus, de grosses cellules conjonctives peuvent aussi rompre la membrane basale qui ne s'oppose plus à leur entrée dans l'épithélium (fig. 4) ; ou bien même, cette membrane n'existe absolument pas, comme le montre la figure 9.

Planche V. — Les éléments conjonctifs réussissent dans l'intestin moyen d'Hydrophilus à repousser la basale au-dessus d'eux. Dans le foie d'Astacus (fig. 16), la membrane basale se clive par suite de l'accroissement d'un de ses noyaux.

Planche VI. — Nous retrouvons ici les poussées conjonctives qui triomphent du peu de résistance de la membrane basale, dans l'intestin d'Acridium (fig. 1, 3, 6, 14), dans le diverticule intestinal de Pagurus (fig. 9) et dans l'intestin d'Hydrophilus (fig. 13).

Planche VII. — Toute cette planche est consacrée à l'intestin d'*Acridium*.

Dans toutes les figures, on assiste au passage des éléments conjonctifs dans l'épithélium, passage rendu possible par la disparition de la Basale.

Planche IX. — Ici, pas de trace de membrane basale, soit dans la vessie du Mouton (fig. 1, 7, 18, 21), soit dans la vessie du Lapin (fig. 14).

Planche X. — Dans l'utérus du Cobaye (fig. 3), on voit souvent le tissu conjonctif passer dans l'épithélium en repoussant la basale, d'ailleurs très mince, de même que dans l'utérus de la souris blanche (fig. 21).

Planche XI. — L'épithélium du duodenum de *Rana* ne présente quelquefois pas de Basale ; ce phénomène s'observe (fig. 2) dans les régions où les éléments conjonctifs particulièrement nombreux se pressent contre les cellules épithéliales, entre lesquelles ils arrivent à se frayer un passage.

Au sommet des papilles intestinales de *Lacerta*, la Basale est aussi déchirée, comme on le voit dans la figure 15.

Mes observations me permettent d'énoncer les conclusions personnelles suivantes :

La Basale manque souvent ; elle constitue parfois une limite très lâche entre les deux régions épithéliale et conjonctive ; quelques-uns de ses noyaux peuvent se distinguer des autres par leur plus grande taille, et on se rappelle sans doute que j'émettais à leur sujet l'hypothèse qu'ils pouvaient, peut-être, être destinés à devenir autant de centres de jeunes cellules de remplacement.

Ce sont, d'ailleurs, les mêmes conclusions que Sabatier et moi émettions dans la Note à l'Institut que je viens de citer :

« La membrane basale qui sépare l'épithélium du tissu

conjunctif et qui peut aussi faire défaut n'est pas un obstacle sérieux à la marche de la cellule conjonctive..... ; les observations faites par l'un de nous sur les Crustacés Décapodes, les Sélaciens et quelques autres types, ne nous permettent pas de douter que les cellules de remplacement de l'épithélium du tube séminifère aient toujours, dans ces types-là du moins, pour point de départ les éléments cellulaires de la membrane basilaire de ce tube..... »

CHAPITRE VI

Spécificité cellulaire et Spécificité des Feuilletts

La troisième et dernière question qu'ont soulevée mes observations, question encore très controversée, a trait à la spécificité (ou à l'indifférence) cellulaire, et à la spécificité des feuilletts blastodermiques.

Suivant le plan déjà adopté pour la « division cellulaire » et la « membrane basale », je vais résumer succinctement les opinions les plus autorisées qui ont été émises sur ce sujet ; puis je rappellerai les résultats obtenus au cours de mes recherches, et je me prononcerai alors, en connaissance de cause, pour tel ou tel de ces opinions.

1° SPÉCIFICITÉ OU INDIFFÉRENCE CELLULAIRE ?

Une cellule d'une espèce donnée peut-elle ou ne peut-elle pas engendrer une autre cellule appartenant à une espèce différente ? En d'autres termes, faut-il croire à l'indifférence ou à la spécificité cellulaire ?

Deux écoles se trouvent en présence : les partisans de l'une ont reçu le nom de « Spécificistes » ; les partisans de l'autre, le nom d'« Indifférentistes » ; ces deux termes indiquent bien quelles sont les opinions chères à chacun des deux camps.

A. Indifférence cellulaire.

En 1859, Virchow faisait paraître sa *Pathologie cellulaire*. Après avoir, à la suite de Schleiden et de Schwann, démontré la personnalité de la cellule, ce fut lui qui, le premier, mit vraiment en relief l'importance de cet élément, base essentielle de tout tissu vivant.

Il montra qu'une cellule quelconque naissait toujours aux dépens d'une autre cellule, « *omnis cellula à cellula* », et que certaines cellules, appartenant à un tissu, pouvaient, dans bien des cas, aider à la régénération d'un tissu tout différent du premier.

« Plus a été grand le nombre des observateurs, écrit-il, et plus généralement a été admise la règle en vertu de laquelle c'est le tissu conjonctif ou ses équivalents qui président à la majeure partie des néoformations du corps humain, le tissu conjonctif étant, en effet, le générateur commun du corps. »

Pour Koelliker, les « cellules embryonnaires » sont indifférentes et sont capables d'engendrer toutes les espèces possibles de tissus.

Dans ses études sur la greffe épidermique, Reverdin fait jouer un grand rôle au tissu dermique en vue de la régénération de l'épiderme.

« Le derme se transforme presque complètement pour prendre les caractères du tissu embryonnaire, à part les fibres élastiques.... J'ai vu également, dans un grand nombre de cas, des îlots provenant de greffes grandir rapidement, et couvrir presque toute la surface d'une plaie à la réparation de laquelle la cicatrice marginale ne contribuait

que pour une faible part », et plus loin : « il y a longtemps qu'on a observé la formation spontanée d'îlots cicatriciels dans certaines plaies..... l'épiderme transplanté détermine par sa présence la transformation des cellules embryonnaires en cellules épidermiques ».

Plus tard, Hamburger, dans un Mémoire sur l'épithélium des voies urinaires, faisant l'histoire de la théorie de l'origine des épithéliums, cite entre autres auteurs Burkhardt, qui soutenait, en 1859, que les cellules épithéliales se régénèrent aux dépens du tissu conjonctif.

Hamburger, nous l'avons déjà dit (Voir page 18), considère lui aussi que, dans l'urèthre, c'est le tissu conjonctif qui préside à la régénération épithéliale.

« Man kann sehen dass die im subepithelialen Bindege-webe liegenden laenglichen Bindegewebszellen gegen das Epithel sich fortsetzen... »

De son côté, Roule insiste sur l'origine épithéliale du tissu musculaire, qu'il compare avec son origine mésenchymateuse; le développement de ce dernier varie, d'ailleurs, suivant qu'on a affaire à l'une ou à l'autre de ces deux sources.

« Lorsque la fibre provient d'éléments épithéliaux, la substance contractile se dépose d'abord sur l'une des faces de l'élément, et y forme souvent un amas volumineux, alors que les autres régions conservent leur structure normale.... Les fibres musculaires de l'Homme et des Vertébrés appartiennent au groupe des fibres d'origine épithéliale; elles dérivent de l'épithélium qui constitue la splanchnopleure. »

C'est le cas du muscle dilatateur de la pupille dont mon collègue et ami, M. le docteur Grynfeldt, vient de faire une étude très intéressante dans sa thèse inaugurale.

Le muscle dilatateur de la pupille provient de la transformation des cellules épithéliales de la lame antérieure de la vésicule optique secondaire..... chez le lapin albinos, les cellules de la lame antérieure, au point où elles cessent de former le muscle dilatateur, sont larges et aplaties ; puis, elles deviennent de plus en plus hautes, pour se continuer au niveau du bord pupillaire avec les cellules de la lame postérieure ».

Erik Müller a fait une observation bien curieuse sur le phénomène de la régénération du cristallin après son extirpation chez le Triton ; cette régénération a pour siège et pour origine l'épithélium de l'iris, ce qui, dit-il avec raison, est en contradiction avec la théorie moderne de la régénération, d'après laquelle un tissu ou un organe ne peut provenir que d'ébauches de même espèce ; en contradiction aussi avec la théorie de la spécificité cellulaire.

Dans l'épiderme des Oligochètes, Soulier décrit des éléments en voie de transformation, des cellules de soutien devenant glandulaires, et qui, par conséquent, perdaient leur caractère épithélial..... « Ces éléments en voie de transformation sont, on le sait, très abondants dans l'épiderme des Annélides ».

Il a aussi observé dans la couche sous-épidermique de son *Spirographis* des fibro-cellules à mucus qu'il retrouve dans la couche épidermique. Si, comme Sabatier et E. Perrier tendent à le penser, cette couche sous-épidermique est bien d'origine mésodermique, on a là un excellent exemple d'une cellule passant d'un tissu dans un second tissu tout différent, pour y jouer un rôle essentiel. J'ajoute que, pour Soulier, cette couche sous-épidermique serait d'origine ectodermique,

malgré la structure et la disposition de ses éléments qui l'ont fait l'appeler un « tissu conjonctif ».

Nous avons déjà vu, d'autre part, que Sabatier, dans ses recherches sur la spermatogénèse des Décapodes et des Sélaciens, attribue l'origine des protospermatoblastes aux noyaux de la membrane propre du tube testiculaire.

« Ces noyaux, d'abord petits, minces, grossissent et forment des nids intra-pariétaux délimités en dedans et au dehors par des membranes provenant du clivage de la membrane propre du testicule..... Ce sont là de vrais nids de blastème destinés à fournir une génération nouvelle de spermatoblastes ».

D'après Michel, qui a spécialement étudié la régénération chez les Annélides, « l'ectoderme de Nephthys, formé vers l'extrémité du bourgeon, de cellules cylindriques, allongées, augmente plus haut son épaisseur, pour l'établissement de plusieurs assises, et ses cellules, à part les plus superficielles qui gardent leur caractère épidermique, deviennent fusiformes ou piriformes..... Les fibrilles sont issues probablement de prolongements cellulaires épidermiques..... »

Des cellules lymphatiques se sont, sous les yeux de Ranvier, transformées en « clasmatoctes » ; les cellules migratrices perdent leur activité amiboïde, se fixent, deviennent immobiles, et acquièrent de nouvelles propriétés. « Ce sont les cellules migratrices ainsi modifiées que j'ai désignées sous le nom de Clasmatoctes, pour les distinguer des cellules conjonctives, avec lesquelles on les avait confondues ».

Le même auteur, après avoir produit expérimentalement une inflammation de l'endothélium du péritoine, a vu cet endothélium subir en certains points des modifications

importantes. Le pavé endothélial est transformé en un réseau de cellules étoilées, ramifiées et anastomosées les unes avec les autres, par leurs prolongements. « Ces cellules sont semblables aux cellules conjonctives, ou plutôt ce sont des cellules conjonctives..... Au bout du quatrième jour, la réparation des tissus se produit rapidement, et ces cellules conjonctives redeviennent peu à peu des cellules endothéliales..... ».

Sur le même sujet, Mathias Duval, dans son *Précis d'Histologie*, écrit : « Nous pouvons conclure qu'on peut expérimentalement ramener le pavé endothélial à l'état de réseau de cellules conjonctives étoilées, puis, inversement, voir les cellules conjonctives étoilées se transformer en un revêtement endothélial continu.

Ainsi l'endothélium des séreuses peut être considéré comme une adaptation particulière des cellules du tissu conjonctif au rôle de revêtement épithélial continu,.... »

Il a, d'ailleurs, lui-même, vérifié le cas de cellules conjonctives devenant cellules épithéliales dans la rénovation épithéliale de la muqueuse utérine du rat.

« En étudiant cette reproduction locale de l'épithélium, je me trouvais en présence de préparations semblant montrer que cette reproduction ne se fait pas graduellement par un processus centripète, mais brusquement et d'emblée sur toute la surface de la plaie, par l'arrivée à cette surface de cellules émergeant du chorion muqueux, et se transformant, une fois arrivées à la surface, en cellules épithéliales cylindriques ; mais je me contentai de mettre de côté ces préparations pour les revoir et les étudier plus tard, car je répugnais absolument à l'idée de la transformation des cellules conjonctives en cellules épithéliales.

Or, depuis cette époque, des préparations plus nombreuses, plus sériees, m'ont montré ce même processus, et, cette fois, d'une manière évidente, irréfutable. Quelque répugnance théorique qu'on puisse avoir à admettre une origine conjonctive pour des cellules épithéliales, les faits doivent passer avant la théorie, et, pour la muqueuse utérine, les faits me forcent aujourd'hui à déclarer que les cellules épithéliales de la muqueuse utérine peuvent provenir de la transformation des cellules conjonctives du chorion de cette muqueuse ».

Kroesing¹ croit que les fibres musculaires striées sont capables de se décomposer en cellules; ces cellules pourraient alors devenir : cellules conjonctives dans les cicatrisations, cellules adipeuses, cellules cartilagineuses ou cellules osseuses-dans la formation du cal; cellules du pus.

Je citerai enfin Yves Delage, qui, dans son bel ouvrage sur l'Hérédité, prend nettement parti pour les Indifférentistes, lorsqu'il dit : « Plusieurs admettent que la différenciation cellulaire n'est pas absolue, que non seulement les blastomères sont plus ou moins équivalents entre eux, mais qu'il reste toute la vie dans le corps des cellules indifférenciées, dites embryonnaires, capables de se transformer, selon les conditions, en les cellules les plus diverses... La régénération, les pseudarthroses, les placentas extra-utérins, montrent des cas irréfutables de cellules ayant été amenées à se différencier dans un sens non prévu pour elles. »

B. Spécificité cellulaire.

Virchow, qui peut être considéré comme un des chefs de l'indifférentisme, fait une exception pour les néoformations

¹ In *Barfurth* (Ergebnisse 1891).

pathologiques du groupe des épithéliums qui, d'après lui, ne reconnaissent jamais le tissu conjonctif pour matrice.

Les disciples de Thiersch et de Waldeyer distinguent d'une façon absolue les épithéliums des tissus conjonctifs qui, pour eux, sont tout à fait indépendants les uns des autres.

Ziegler, lui aussi, déclare que l'épithélium ne peut jamais faire de tissu conjonctif, et que, inversement, le tissu conjonctif ne peut jamais engendrer d'épithélium : « Epithel kann niemals Bindegewebe, und Bindegewebe niemals Epithel bilden ».

Se préoccupant des relations intimes qui existent entre certaines cellules conjonctives, Schuberg écrit : « Les cellules du corps ont beau être entre elles en relation directe, elles restent néanmoins distinctes pour la plupart, morphologiquement et physiologiquement, et doivent toujours être considérées comme des unités particulières, « besondere Einheiten ».

Quant à Barfurth, citant les résultats surprenants de Kroesing, qu'on n'a pas oubliés, il le raille sans pitié et déclare que « la spécificité des tissus et de leurs éléments est un édifice élevé patiemment et lentement, mais très solidement, et qui ne tombe pas au premier souffle comme un château de cartes ! »

Le professeur Bard a publié, en 1894, une remarquable revue générale de la question dans la *Semaine médicale*. Il s'élève avec vigueur contre les Indifférentistes ; ses travaux sur les tumeurs le conduisent, dit-il, « à admettre une opi-

nion radicalement différente et, en quelque mesure, absolument révolutionnaire ».

Il reprend la formule de Virchow, mais pour la modifier essentiellement : « *Omnis cellula à cellula ejusdem generis* », écrit-il. C'est, on le voit, un spécificiste intransigeant.

Renaut, de son côté, affirme qu'une cellule épithéliale dérive toujours d'une cellule épithéliale préexistante.

Rathcke pose en principe que, dans la régénération des pertes épithéliales, c'est une loi absolue que cette régénération s'effectue par recouvrement par glissement latéral des épithéliums voisins, et, de plus, il dit que toute opinion d'après laquelle le tissu conjonctif pourrait faire de l'épithélium est tellement en contradiction avec les faits observés par Friedlaender pour l'homme, que, si elle était conforme à la vérité, elle serait capable de remettre en question la valeur des recherches d'anatomie comparée pour la solution du problème de la régénération de l'utérus humain.

« Gesetz, wonach ein Eintritt der Regenerationserscheinungen (Mitosen) eine provisorische Bedeckung des Defects durch seitliches Vorschieben der Epithelien der Nachbarschaft geschieht, zweitens steht sie (il s'agit de l'opinion de Duval concernant la rénovation de l'épithélium utérin du rat) so sehr in Gegensatz zu den von Friedlaender für den Menschen erwiesenen Thatsachen, dass sie, falls sie der Wahrheit entsprache, geeignet waere, den Werth vergleichend — anatomischer Untersuchung für die Erforschung der Regenerationsproblems beim menschlichen Uterus in Frage zu stellen ».

Comme on le voit, les spécificistes s'accordent à réserver le plus petit rôle au tissu conjonctif dans le phénomène de la rénovation des épithéliums.

2° SPÉCIFICITÉ DES FEUILLETS BLASTODERMIQUES

Le fait que, dans les phénomènes de régénération, les nouveaux tissus ou organes qui apparaissent ont souvent une origine toute différente de leur origine embryonnaire, a amené la plupart des auteurs à déclarer infirmée la théorie de la spécificité des feuillets.

Préons quelques exemples de régénérations répondant à cette condition de divergence entre le développement embryonnaire et le développement du bourgeon ; nous les puiserons dans deux Mémoires, l'un « sur la régénération chez les Annélides » de A. Michel, l'autre « sur la régénération chez les Ascidies composées » de M. Caullery.

Michel a observé que « de l'épithélium du bourrelet, d'origine épidermique, sans participation de l'ancienne paroi intestinale, mais lui-même d'abord indifférent, dérivent respectivement sur chaque face, et par différenciation, l'épiderme et l'épithélium intestinal. Il cite Semper, qui considère comme probable l'origine ectodermique des lames musculaires, même celle de l'intestin, et Hepke, qui, tout en reconnaissant encore aux muscles longitudinaux une origine mésodermique, voit l'origine des muscles circulaires dans les cellules émigrées de l'ectoderme..... Quant aux muscles de l'intestin, circulaires sous l'entoderme, puis longitudinaux, je suis porté à croire qu'ils dérivent, au moins en partie, de l'entoderme lui-même..... mais, sans doute aussi, la poussée ectodermique, parvenue par les cloisons jusqu'à la paroi intestinale, peut contribuer à former ses couches musculaires..... »

Caullery a constaté que « le système nerveux et la cavité péribranchiale, ectodermiques chez la larve, étaient entodermiques dans le bourgeon, sauf chez Botrillidæ où ils proviennent dans les deux cas de l'ectoderme ; mais il faut considérer pour ces derniers que la branchie et le tube digestif sont entodermiques chez la larve et, au contraire, ectodermiques chez le bourgeon... »

Il est donc incontestable que le développement embryonnaire et la blastogénèse présentent des divergences très accusées.

Nous verrons tout à l'heure qu'on tend aujourd'hui de plus en plus à séparer ces deux développements l'un de l'autre, et à considérer la théorie de Remak comme exclusivement applicable au développement embryonnaire.

Dans le tissu utérin, on se le rappelle, ce sont les éléments conjonctifs qui président à la néoformation épithéliale.

Bien que convaincu de cette vérité, Duval essaie de la rendre, dirai-je, plus vraisemblable, et cela, en invoquant l'origine mésodermique de l'épithélium : « Mais, en y réfléchissant, il se trouve que, théoriquement, ce fait n'a pas le caractère d'in vraisemblance qu'on serait tout d'abord tenté de lui attribuer. L'embryologie ne nous permet pas d'admettre que des cellules du derme deviennent de l'épiderme, c'est-à-dire que des éléments mésodermiques deviennent ectodermiques ; elle ne nous permet pas davantage d'admettre que des cellules mésodermiques deviennent entodermiques, c'est-à-dire puissent devenir cellules épithéliales de l'intestin.

Mais pour l'utérus, les choses sont bien autres : l'utérus provient des canaux de Müller, et l'épithélium de ces derniers provient de l'épithélium péritonéal, c'est-à-dire du mésoderme. Donc, l'épithélium étant d'origine embryon-

naire mésodermique, il est tout naturel qu'il puisse se réparer par transformation de cellules mésodermiques... » N'est-ce pas là une preuve de ce que j'écrivais au début de ce paragraphe, à savoir que les histologistes sont heureux de pouvoir se mettre en règle avec la fameuse théorie des feuilletts.

Une observation rappelant celle-ci, mais bien différente dans le fond, cependant, a été déjà faite par Rathcke, qui, relevant la même phrase de Duval, dit que « cette explication de Duval, tirée de l'embryologie, donne un aspect de » vraisemblance à beaucoup d'invraisemblance ».

Hamburger a la même préoccupation, car, après avoir déclaré que, dans l'uretère, la régénération de l'épithélium se fait par les éléments du tissu conjonctif, il s'empresse d'ajouter : « Cette manière de voir est en désaccord avec les opinions généralement acceptées sur l'origine de la régénération des épithéliums... mais on sait que l'uretère se développe aux dépens du canal de Kupffer, lequel dérive du canal de Wolff, ce dernier dérivant à son tour de l'épithélium germinatif ; or, celui-ci est une dépendance du mésoderme... »

L'indépendance désormais invoquée entre le développement embryonnaire et celui du bourgeon, en d'autres termes, la restriction de la spécificité des feuilletts à la période embryonnaire, a trouvé son expression plus explicite chez quelques auteurs.

Bard, dans sa Revue générale de la Spécificité cellulaire, écrit : « La théorie de Remak des trois feuilletts de l'embryon n'avait porté elle-même aucune atteinte à la théorie de Virchow, parce qu'elle visait surtout, sinon exclusivement, le développement embryonnaire, en laissant de côté l'entretien ou la régénération ultérieure des tissus de l'adulte. »

Pour Michel, « la spécificité absolue des feuillets conduit à des résultats absurdes ; suivant la remarque déjà faite par d'autres auteurs, mais qui vient naturellement à l'esprit, on arriverait par cette exagération à cette conclusion que, l'œuf étant mésodermique par son origine, l'embryon et enfin tout l'organisme serait mésodermique... »

Mais c'est surtout Caullery qui s'est affirmativement prononcé sur ce point. « L'ectoderme, le mésoderme et l'entoderme et leur spécificité ne peuvent être définis que par les faits ; or ils ont été établis par la considération du développement embryonnaire, et rien n'indique formellement que leur valeur absolue ait une extension plus grande... En réalité, la notion des feuillets embryonnaires ne peut être appliquée à la blastogénèse... »

Nous compléterons plus loin sa pensée, dont nous ferons notre conclusion personnelle.

COUP D'ŒIL SUR MES OBSERVATIONS PERSONNELLES

Le moment me paraît venu de rappeler ici mes observations concernant la transformation des cellules conjonctives en cellules épithéliales, en insistant sur les origines blastodermiques différentes des divers épithéliums étudiés.

Je suivrai dans cet exposé l'ordre de mes Planches, comme je l'ai fait pour la question de la membrane basale.

Planche I. — La figure 3 représente une coupe de la région renflée de l'intestin d'*Eupagurus striatus* ; on voit cinq noyaux conjonctifs se diriger vers l'épithélium ; un d'entre eux a même déjà pénétré dans l'intérieur de ce der-

nier tissu : il s'agit ici de l'intestin terminal de ce Crustacé.

Ce même phénomène de « poussée conjonctive » est très net dans les figures 12 et 14.

Dans la figure 10, on a affaire à l'épithélium de l'intestin moyen d'*Astacus fluviatilis*. Au-dessous de la membrane basale très mince, on voit deux petites cellules conjonctives rappelant absolument les petites « cellules de remplacement » situées dans l'épithélium.

Planche II. — De nombreux éléments conjonctifs atteignent les cellules épithéliales de l'intestin terminal de *Diogenes varians* (fig. 1).

Certains noyaux de la membrane basale, dans l'intestin moyen de *Scyllarus arctus* (fig. 11, 12), se développent plus que d'autres, provoquent un clivage de cette dernière, et finissent par posséder les dimensions des cellules-mères de l'épithélium ; nous avons, on se le rappelle, émis à leur sujet, l'hypothèse qu'ils pourraient peut-être bien se transformer en jeunes « cellules de remplacement ».

La figure 11 nous fait assister au passage du tissu conjonctif dans l'épithélium du rectum d'*Acridium Ægyptium* ; le noyau conjonctif de droite est entouré d'une zone protoplasmique claire.

Planche IV. — Le tissu conjonctif, dans l'intestin terminal de *Scyllarus arctus*, présente de grosses cellules qui peuvent arriver à vaincre la résistance de la basale et à pénétrer dans l'épithélium ; c'est ce que l'on constate très nettement dans la série des figures 6, 3, 10, 11, 13 et 1. Au sommet des saillies épithéliales (fig. 9), la pénétration de l'épithélium par les éléments conjonctifs atteint son maximum d'intensité.

Planche V. — Chez *Hydrophilus piceus*, certains noyaux conjonctifs de l'intestin moyen (fig. 3, 12) contribuent à fournir les petites cellules de remplacement ; de même chez *Melolontha vulgaris* (fig. 15, 19, 22).

Il y a parfois continuité parfaite entre les deux zones conjonctive et épithéliale de l'estomac d'*Astacus fluviatilis* (fig. 14).

Planche VI. — Dans le diverticule intestinal d'*Eupagurus striatus* (fig. 9, 11), nous constatons la présence de petits éléments cellulaires conjonctifs tout à fait identiques à ceux situés dans la partie inférieure de l'épithélium ; certains même ont été surpris au moment où, abandonnant le tissu conjonctif, ils passaient dans l'épithélium. Les figures 7, 7', 7'' représentent les différentes phases de l'évolution des éléments conjonctifs se transformant en éléments épithéliaux dans l'intestin de *Locusta viridissima*. Les noyaux du tissu conjonctif nus s'entourent, en effet, peu à peu, d'une mince couche protoplasmique plus ou moins granuleuse.

J'attire aussi l'attention sur le passage du tissu conjonctif dans l'épithélium de l'intestin d'*Acridium Ægyptium* (fig. 1, 6) ; ce passage s'effectue souvent avec violence, et donne naissance à de véritables « fusées conjonctives » comme on s'en rend compte d'après les figures de la Planche VII.

Planche VIII. — Les coupes faites dans l'intestin du *Triton* permettent de distinguer dans le sein du tissu conjonctif des éléments rappelant par leur forme et leurs dimensions les éléments épithéliaux ; on voit quelquefois les premiers pénétrer entre les seconds (fig. 1) ; souvent aussi, il est très difficile de fixer une limite entre la région conjonctive et la région des saillies sous-épithéliales (fig. 11).

Planche IX. — Dans la vessie du lapin, du mouton et de la vache, il y a, pour ainsi dire, confusion des deux régions, et l'on passe insensiblement de l'une à l'autre (fig. 1, 14, 21).

Planche A. — L'examen microscopique de la muqueuse utérine de la souris (fig. 1, 4, 21, 25) et du cobaye (fig. 3, 14) est aussi très intéressant sous ce même point de vue ; il existe une très grande ressemblance entre les éléments conjonctifs et les éléments épithéliaux ; et, de plus, il y a encore là pénétration de l'épithélium par le tissu conjonctif.

Dans la figure 27, j'ai dessiné la muqueuse vésicale du lapin, après un séjour de vingt heures dans l'alcool au tiers ; il n'y a pas de limite franche entre les deux tissus en question.

Planche XI. — Dans le duodenum de Rana, la basale peut ne pas exister (fig. 2) ; comme on le voit, on passe insensiblement de la zone conjonctive dans la zone épithéliale ; il en est de même dans le rectum de *Lacerta* (fig. 15) ; au sommet de la saillie que j'ai dessinée, on assiste à l'entrée dans l'épithélium des éléments conjonctifs sous-jacents.

Telles sont, retracées à grands traits, mes observations sur les rapports qui existent entre les deux tissus conjonctif et épithélial étudiés dans différents organes.

Le tissu conjonctif a toujours, on le sait, une origine mésodermique ; préoccupons-nous donc maintenant de l'origine blastodermique des divers épithéliums que nous avons vus être rénovés par lui.

Je suis ainsi amené à dresser le tableau suivant :

Tissus d'origine ectodermique	{	ESTOMAC d'Astacus.	{	Scyllarus.
		INTESTIN TERMINAL de.		Eupagurus.
				Diogenes.
				Locusta.
Tissus d'origine mésodermique	{	UTÉRUS de.	{	Cobaye.
		Souris.		
Tissus d'origine entodermique	{	INTESTIN MOYEN de...	{	Scyllarus.
				Melolontha.
				Astacus.
				Hydrophilus.
	{	HÉPATOPANCRÉAS d'Astacus.	{	Lacerta.
		INTESTIN de.....		Rana.
				Triton.
				Lapin.
		VESSIE de		Mouton.
				Vache.

Je vais à présent consacrer le dernier paragraphe de ce Chapitre à la critique de cette question de la Spécificité cellulaire et de la Spécificité des Feuilletés, et énoncerai mes conclusions sur ce sujet.

CRITIQUE ET CONCLUSIONS

Je crois qu'il ne faut pas chercher la vérité du côté des Intransigeants, pas plus dans le camp des Spécificistes que dans celui des Indifférentistes.

Une cellule ne peut pas se transformer en n'importe quelle cellule, cela est juste ; les leucocytes, par exemple, comme

le prétendait cependant Cohnheim, ne sont pas capables, à leur sortie des vaisseaux, d'entretenir et de rénover les tissus; mais une cellule peut quelquefois engendrer une autre cellule appartenant à une espèce autre que la sienne. La formule « *omnis cellula à cellulà ejusdem generis* » de Bard me paraît donc trop absolue, et est, d'ailleurs, contredite par de nombreuses observations (phénomènes de bourgeonnement et de régénération).

Mes recherches, on vient de le voir, m'ont permis d'assister au passage dans l'épithélium de cellules appartenant au tissu conjonctif sous-jacent; dans certains cas, il était très facile de découvrir dans le tissu sous-épithélial des éléments rappelant beaucoup par leur faciès, soit les cellules de remplacement de l'épithélium, soit les cellules épithéliales elles-mêmes. Il n'était donc pas alors question, dans le sens propre du mot, de transformation de cellules, mais simplement d'un changement de milieu; encore là, toutefois, y avait-il bien négation de spécificité et preuve irréfutable d'une indifférence relative possible.

D'autres fois, c'étaient des cellules conjonctives qui revêtaient une forme particulière, ondulée, en rapport avec leur fonction migratrice; elles n'étaient plus conjonctives, et n'étaient pas encore devenues épithéliales.... en un mot, elles présentaient des modifications telles qu'on ne pouvait plus, raisonnablement, invoquer le principe de la spécificité.

Ma première conclusion sera donc : une cellule peut, dans certaines circonstances, abandonner son propre tissu, et devenir membre d'un tissu voisin et spécifiquement différent. Elle peut, parfois, dans sa migration, changer de faciès au point de n'être plus reconnaissable.

Voilà pour la spécificité cellulaire; quant à la notion de la spécificité des feuilletts, modifiant les conclusions émises

dans notre Note récente à l'Institut, je me rallierai aujourd'hui sans hésitation aux propositions suivantes de Caullery :

« Les feuilletts embryonnaires ne doivent pas nécessairement être la base de cette embryogénie nouvelle (il s'agit du bourgeonnement que l'auteur regarde comme une forme de la régénération). . . La théorie des feuilletts doit rester, dans l'état actuel de nos connaissances, la base de la morphologie dans le développement de l'œuf, non dans la blastogénèse. »

Je conclurai donc :

Devant un tissu qui en régénère un autre, on ne se préoccupera plus, avant d'oser se prononcer sur la réalité du phénomène, de savoir si, chez l'embryon, ces deux tissus ont même origine, et, à propos de la rénovation des cellules épithéliales par des cellules conjonctives, on n'opposera plus à un fait cette assertion de Duval : « l'embryologie ne nous permet pas d'admettre que des cellules mésodermiques puissent devenir cellules épithéliales de l'intestin. » L'embryologie, soit, répondrai-je, mais il ne doit pas être question ici d'embryologie, puisqu'on a affaire à des tissus adultes.

Ma seconde et dernière conclusion sera donc celle-ci : la régénération peut être en contradiction avec le développement embryonnaire, sans que la théorie des feuilletts soit, pour cela, le moins du monde ébranlée.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° Le *tissu conjonctif* peut présider à la régénération des épithéliums.

C'est ce qu'établit d'une manière magistrale le professeur Sabatier dans les quelques propositions suivantes, que nous extrayons de son *Essai sur la Vie et la Mort*. Nous n'hésitons pas à les citer dans toute leur ampleur, le caractère spécial du recueil dont son Essai fait partie l'ayant trop tenu en dehors de nos ouvrages classiques d'histologie :

« Il est un tissu très remarquable chez lequel la puissance de l'amorce¹ a conservé une énergie qui rappelle longtemps celle des cellules primitives et neutres. C'est le tissu conjonctif...

» La tendance à la différenciation dans ses cellules se manifeste surtout par des modifications de forme ; elles tendent, par exemple, à devenir étoilées, aplaties, allongées²...

» Il est vraiment digne de remarque que le tissu conjonctif

¹ L'auteur entend par « puissance de l'amorce » la faculté d'un tissu de provoquer dans un milieu approprié la formation d'un groupement identique à lui-même.

² M. le Professeur Chatin a récemment insisté sur ces changements de forme de la cellule conjonctive chez les Gastéropodes : « j'espère que les faits que je viens de résumer suffisent à montrer l'infinie diversité de la cellule conjonctive des Gastéropodes ; ils établissent nettement que pour ce groupe, non plus d'ailleurs que pour celui des Céphalopodes, l'élément conjonctif ne saurait être représenté par une forme unique et constante.... C'est à la cellule conjonctive qu'on doit rapporter les cellules ramifiées, les cellules vésiculeuses, les cellules plasmatiques, les cellules compactes, les cellules étoilées, les cellules multipolaires, les vésicules de Langer, les cellules de Leydig, etc.

qui, considéré en général, est le tissu qui s'est le moins éloigné du type primitif de la cellule, est aussi celui chez lequel le pouvoir d'amorce s'est le mieux conservé, et par conséquent celui-là aussi chez lequel la régénération s'effectue le mieux. On peut encore dire d'une manière générale que plus le tissu conjonctif se rapproche de sa forme et de sa constitution première, plus il a conservé le souvenir de la structure blastodermique primitive, plus aussi il se régénère et se reconstitue fidèlement...

» Le tissu conjonctif est appelé à réparer les pertes de substance des tissus trop différenciés et incapables de régénération. C'est lui, en effet, qui produit les cicatrices, c'est-à-dire ces portions de tissu qui réunissent les parties divisées...

» Les éléments de ce tissu doivent à leur pouvoir d'amorce de se multiplier et de fournir aux tissus plus différenciés voisins des éléments qui présenteront la même différenciation qu'eux, et qui seront destinés soit à accroître le volume de l'organe, soit à remplacer des éléments mis hors d'usage par le cours normal de la vie.

» En un mot (et j'insiste sur ce point parce qu'il me paraît avoir été méconnu ou trop laissé dans l'ombre), le tissu conjonctif continue plus ou moins dans le cours de la vie à être la *matrice* d'où sortent les éléments des autres tissus.

» Il continue en cela, mais avec une activité abaissée par l'âge et par le degré de perfectionnement de l'organisme, le rôle qu'a joué le blastoderme pendant la vie embryonnaire... C'est un *blastoderme post-embryonnaire*...

» Les épithéliums, soit limitants, soit glandulaires, qui sont appelés à se renouveler parfois activement, peuvent trouver dans les éléments du tissu conjonctif sous-jacent une source abondante de régénération...

« Aussi suis-je arrivé à cette conviction que les épithéliums ne sont (du moins dans bien des cas) que la *forme limitante* des surfaces libres du tissu conjonctif. . .

» Les éléments épithéliaux et glandulaires devenus très différenciés sont incapables de se réparer et de se multiplier; ils sont appelés à disparaître, et ce sont les cellules du tissu conjonctif sous-jacent, cellules capables de se multiplier, douées encore du pouvoir d'amorce, qui sont chargées de pourvoir à leur remplacement. . . »

2° La division directe (Amitose), loin d'annoncer fatalement une mort prochaine, peut souvent s'observer chez des éléments jeunes et actifs. Elle dépasse même la division indirecte (Mitose) en rapidité.

3° La membrane basale reconnaît une double origine : elle peut dériver de l'épithélium ou être formée par le tissu conjonctif. Elle est, d'ailleurs, très variable au double point de vue de sa constance et de sa nature : elle fait souvent défaut et montre une structure fibrillaire.

Son rôle est le plus souvent négligeable; toutefois, il ne serait pas impossible que, dans certaines circonstances, ses noyaux, s'entourant d'une couche protoplasmique, pussent se transformer quelquefois en de jeunes cellules de remplacement.

4° La souveraineté absolue de la théorie de la Spécificité des feuilletts ne s'étend pas au delà de la phase embryonnaire; aussi le fait qu'un tissu d'origine mésodermique (Tissu conjonctif) peut rénover un tissu d'origine entodermique ou ectodermique (vessie; intestin terminal des Arthropodes), ne lèse-t-il nullement la théorie de Remak.

LISTE DES ANIMAUX ÉTUDIÉS

RENOI AUX PLANCHES

Acridium Ægyptium. — Pl. II, Fig. 6 ; Pl. VI, Fig. 1, 5, 6, 14 ; Pl. VII, Fig. 1 à 10. [Toute la Planche].

Astacus fluviatilis. — Pl. I, Fig. 2, 4 à 11, 13 ; Pl. V, Fig. 4, 14, 16, 17 ; Pl. VI, Fig. 8, 15.

Bos taurus : URETÈRE. — Pl. X, Fig. 19 ; VESSIE. Pl. IX, Fig. 14 ; Pl. X, Fig. 27.

Cavia cobaya. — Pl. X, Fig. 9, 14, 17, 18, 23.

Diogenes varians. — Pl. II, Fig. 1, 3, 7, 9 ; Pl. III, Fig. 1, 2, 3, 5, 6.

Dytiscus marginalis. — Pl. V, Fig. 18.

Eupagurus striatus. — Pl. I, Fig. 1, 3, 12, 14 ; Pl. II, Fig. 5, 8, 10 ; Pl. III, Fig. 4 ; Pl. V, Fig. 1, 1', 11 ; Pl. VI, Fig. 2 à 4, 9, 11, 12.

Hydrophilus piceus. — Pl. V, Fig. 3, 5 à 10, 12 ; Pl. VI, Fig. 13.

Lacerta viridis. — Pl. XI, Fig. 14 à 16.

Lepus cuniculus. — Pl. IX, Fig. 14 ; Pl. X, Fig. 27.

Locusta viridissima. — Pl. VI, Fig. 7, 7', 7''.

Mélolontha vulgaris. — Pl. V, Fig. 2, 13, 15, 15 bis, 19, 20.

Mus musculus. — Pl. X, Fig. 10, 22, 25, 26 ; *musculus* (var. *ALBINOS*). — Pl. X, Fig. 1, 4, 6, 7, 15, 16, 20, 21, 24.

Ovis aries. — Pl. IX, Fig. 1, 2, 4 à 6, 7, 7', 8 à 13, 15 à 21 ; Pl. X, Fig. 8.

Paguristes meticulosus. — Pl. II, Fig. 2, 13.

Rana esculenta. — Pl. XI, Fig. 1 à 13.

Scyllarus arctus. — Pl. II, Fig. 4, 11, 12 ; Pl. IV, Fig. 1 à 13. [Toute la Planche].

Tenebrio molitor. — Pl. VI, Fig. 10.

Triton cristatus. — Pl. VIII, Fig. 1 à 13. [Toute la Planche].

BIBLIOGRAPHIE

- BALBIANI, 1890. — Etude sur le tube digestif de Cryptops. Archives de Zoologie expérimentale et générale. 2^e série. Vol. VIII, pag. 58.
- BARD, 1894. — La spécificité cellulaire et ses principales conséquences. Semaine médicale, 10 mars.
- BARFURTH, 1891. — Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Tom. XXXVII, pag. 406.
- BELTZOW, 1884. — Zur Regeneration des Epithels der Harnblase. Arch. f. pathol. Anatomie.
- BIZZOZERO, 1889. — Ueber die schlauchfoermigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflaechenepithel der Schleimhaut. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XXXIII.
- 1892. — Ueber die schlauchfoermigen Drüsen des Magendarmkanals, etc. Arch. f. mikr. Anat., vol. XL ; pag. 325-375.
- 1893. — Ueber die schlauchfoermigen Drüsen des Magendarmkanals, etc. Arch. f. mikr. Anat., vol. XLII ; tom. I.
- 1894. — Accroissement et Régénération dans l'organisme. XI^e Congrès médical international de Rome (Vol. I; pag. 276-306).
- BLOCHMANN, 1885. — Ueber direkte Kerntheilung in der Embryonalhülle der Scorpione. Morphol. Jahrbuch. Tom. X, pag. 480 et suiv.
- BRAUN Max, 1875. — Ueber die histiologischen Vorgaenge bei der Haetzung von Astacus fluviatilis. Arbeiten aus dem zool. zoot. Institut in Würzburg, Tom. II.

- CAULLERY Maurice, 1895. — Contributions à l'étude des Ascidies composées. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique.
- CHATIN J. 1894. — Contribution à l'étude de la cellule conjonctive chez les Mollusques Gastéropodes. Comptes rendus : 26 Mai.
- 1898. — Evolution et Structure des éléments conjonctifs chez la Paludine. Comptes rendus : 28 février.
- 1898. — Contribution à l'étude de la division cellulaire directe ou amitotique ; ses anomalies ; sa valeur fonctionnelle. Comptes rendus.
- CHUN C., 1890. — Ueber die Bedeutung der direkten Kernteilung. Schriften der physik. — ökon. — Gesellschaft zu Koenigsberg 1 Pr. 31^e année.
- CORNIL et RANVIER, 1884. — Manuel d'Histologie pathologique. Tom. I, pag. 130.
- CUÉNOT L., 1893. — Sur la physiologie de l'Ecrevisse. Comptes rendus : 29 mai.
- DELAGE Yves, 1895. — La Structure du protoplasme et les théories sur l'Hérédité. C. Reinwald, Paris.
- DUVAL Mathias, 1892. — Le Placenta des Rongeurs. Félix Alcan, Paris.
- 1896. — Précis d'Histologie. Masson, Paris.
- 1897. — Sur la vésicule ombilicale du Murin. Comptes rendus : 31 mai.
- FAUSSEK, 1887. — Beitræge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zeits. f. wiss. Zool. Tom. XLV.
- FAUVEL Pierre, 1897. — Recherches sur les Ampharédiens. Caen.
- FLEMMING W., 1882. — Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.
- 1885. — Studien ueber Regeneration der Gewebe. Archiv. f. mikr. Anat. ; pag. 50 et suiv.
- 1891. — Ueber Theilung und Kernformen bei Leucocyten, und ueber deren Attraktionsphaeren. Archiv. f. mikr. Anat. Tom. XXXVII.

- FRENZEL J., 1882. — Ueber Bau und Thätigkeit des Verdauungskanals der Larve des *Tenebrio molitor*. Berliner entomolog. Zeitschrift; vol. 26. Inaugural. Dissertation. Goettingen.
- 1885. — Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Archiv. f. mikr. Anat. Vol. XXV, pag. 137-190.
- 1886. — Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. Tom. XXVI, pag. 229-236.
- 1891. — Zur Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung-Biologisches Centralblatt; vol. XI; pag. 558.
- 1893. — Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebsses und die amitotische Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat.; vol. XLI; Tom. III.
- GEDDES, 1882. — Sur la nature et sur les fonctions des cellules jaunes des Radiolaires et des Coelentérés. Arch. de zool. expér., X.
- GRYNFELTT, Ed., 1898. — Sur le développement du muscle dilateur de la pupille chez le lapin. Comptes rendus, 5 décembre.
- HAMBURGER, Ad., 1880. — Zur Histologie des Nierenbeckens und des Harnleiters. Arch. f. mik. Anat. Tom. XVII, pag. 14.
- HEIDENHAIN, R., 1888. — Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflüger's Archiv. Tom. XLIII.
- HENNEGUY, F., 1896. — Leçons sur la Cellule. Georges Carré, Paris.
- HILLEMAND, 1889. — Contribution à l'étude de la spécificité des cellules chez l'homme. Thèse de médecine de Paris.
- HÖCKEL, 1857. — Ueber die Gewebe des Flusskrebsses. Müller's Archiv.
- HUGO KANN, 1889. — Ueber das Epithel des Ureters. Inaugural. Dissertation. Munich.
- 1887. — Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Tom. XLV.
- KROMPECHER, E., 1895. — Ueber die Mitose mehrkerniger Zellen

und die Beziehung zwischen Mitose und Amitose. Archives de Virchow. Tom. CXLII.

LOEWIT, M., 1885. — Sitzungsber. d. k. Akad. der Wissensch. in Wien. Math. Naturw. Klasse. III, tom. XCII.

MAUPAS, 1889. — Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Archives de Zool. expér., 2^e série. Tome VII.

MERKEL et BONNET, 1891-1898. — Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

MICHEL, Aug., 1898. — Recherches sur la Régénération chez les Annélides. Thèse de Paris.

MULLER, Erik., 1896. — Ueber die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. Arch. f. mikr. Anat. Tom. XLVII. Fascic. 7.

PALADINO, 1894. — Arch. ital. de biologie. Tom. XXI; pag. 208.

PERRIER, E., 1893-1896. — Traité de Zoologie, pag. 912-913; pag. 1557.

RABL CARL, 1885. — Ueber Zellteilung. Morphol. Jahrb. de Gegenbaur; 10^e tome.

RANVIER, 1893. — Les Clasmatoocytes, les cellules fixes du tissu conjonctif et les globules du pus. Comptes rendus. Tom. CXVI, n^o 17.

— 1897. — Sur le mécanisme histologique de la cicatrisation et sur des fibres nouvelles «fibres synaptiques.» Comptes rendus.

— 1898. — Mécanisme histologique de la cicatrisation; de la réunion immédiate vraie. Comptes rendus.

RATHCKE, 1895. — Zur Regeneration der Uterusschleimhaut, insbesondere der Uterusdrüsen nach der Geburt. Archives de Virchow, 142.

REINKE, 1891. — Untersuchungen über das Verhaeltniss der von Arnold beschriebenen Kernsformen zur Mitose u. Amitose. Inaug. Dissert. Kiel. (Analyse dans Biol. Centralblatt (12) pag. 305).

- RENAUT, 1897. — Traité d'Histologie pratique. Tom. II. Fasc. 1.
- RENGEL, C., 1896. — Ueber die Veraenderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* waehrend der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zoologie.
- REVERDIN, J.-L., 1872. — De la greffe épidermique. Archives générales de Médecine. 6^e série. Tom. XIX, vol. 1.
- RIEVEL H., 1897. — Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschrift für wiss. Zool. Tom. 62. II^e fascicule.
- ROULE L., 1891. — Etude sur le développement et la structure du tissu musculaire. Thèse de médecine de Paris.
- ROUVILLE E. (DE), 1893. — Quelques points de l'Histologie du tube digestif des Crustacés Décapodes. AFAS. Congrès de Besançon.
- 1894. — Etudes cellulaires sur le tube digestif. AFAS. Congrès de Caen.
- 1895. — Genèse de l'épithélium intestinal. Comptes rendus de l'Institut.
- 1896. — De la Régénération de l'épithélium vésical. Comptes rendus de l'Institut.
- SABATIER A., 1892. — Essai sur la vie et la mort. Vve Babé, Paris, pag. 33 et pag. 219 238.
- 1893. — De la Spermatogénèse chez les Crustacés Décapodes. AFAS. Congrès de Besançon.
- 1896. — De la Spermatogénèse chez les Poissons Sélaciens. Travaux de la Station zoologique de Cette.
- SABATIER et DE ROUVILLE, 1898. — Sur la genèse des épithéliums. Comptes rendus de l'Institut. 7 Novembre.
- SCHAUDINN F., 1896. — Ueber das Centralkorn der Heliozoen. Ein Betrag zur Centrosomenfrage. Verhandl. d. deutschen zool. Gesellsch. Bonn.
- SCHUBERG A., 1891. — Ueber den Zusammenhang von Epithel und Bindegewebszellen. Verhandl. der deutschen zool. Ges. 2-4 avril; pag. 36 41.

- SOULIER A., 1891. — Etudes sur quelques points de l'Anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette. Travaux de la Station zoologique de Cette.
- TANGL F., 1887. — Ueber das Verhaeltniss zwischen Zellkoerper und Kern waehrend der mitotischen Teilung; Arch. für mikr. Anatomie. Tom. XXX.
- VERSON E., 1889. — La Spermatogenesi nel Bombyx mori. Pubblicazioni della R. Stazione Bacologica. Padoue.
- VIRCHOW, 1859. — Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre. Trad. Picard. 1861. Baillière. Paris. pag. 360.
- VITZOU AL. NIC., 1882. — Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés Décapodes. Arch. de Zoologie expérimentale.
- VOGT et JUNG, 1894. — Traité d'Anatomie comparée pratique. Reinwald. Paris.
- WALDEYER, 1888. — Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgaengen. Arch. für mikr. Anatomie. Tom. XXXII.
- 1898 — Lettre adressée à l'auteur ; 29 mars.
- WEBER M., 1880. — Ueber den Bau und die Thaetigkeit der sog. Leber der Crustaceen. Arch. f. mikr. Anat. Tom. XVII; 4^e Fascicule.
- ZIEGLER H. E., 1887. — Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Tom. XXX, pag. 160.
- 1891. — Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralblatt ; Tom. 11, pag. 372.
- ZIEGLER U. VOM RATH, 1891. — Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralblatt. Tom. 11 ; pag. 744.
-

PLANCHES¹

ABRÉVIATIONS

I. h. Z ; ch. cl. L. : $\left\{ \begin{array}{l} \text{Objectif à immersion homogène de Zeiss.} \\ \text{Chambre claire de Leitz.} \end{array} \right.$

PLANCHE I

[Toutes les préparations figurées dans cette Planche ont été examinées avec l'objectif à immersion homogène (2.0^{mm}) et l'oculaire 4 de Zeiss ; elles ont été dessinées avec la chambre claire de Leitz].

Fig. 1. — *Eupagurus striatus*. Un acinus glandulaire dont la lumière n'a pas été rencontrée. Certains noyaux sont beaucoup plus granuleux et foncés que les autres.

Fig. 2. — *Astacus fluviatilis*. Intestin moyen. Deux noyaux du tissu conjonctif en division amitotique (directe).

Fig. 3. — *Eupagurus striatus*. Région renflée de l'intestin. Au bas de la figure, la coupe a rencontré un acinus glandulaire représenté seul dans la fig. 1. Entre cet acinus et l'épithélium se trouve le tissu conjonctif. On remarquera les quatre éléments de ce tissu conjonctif se dirigeant vers le haut de la figure, où la membrane basale est repoussée vivement par un cinquième noyau conjonctif dans l'intérieur de l'épithélium ; cette membrane basale est même déchirée. La coupe n'est, d'ailleurs, pas du tout oblique, les cellules épithéliales présentant la disposition classique de tous les épithéliums simples et cylindriques.

¹ Je préviens le lecteur que les figures 14 (Pl. I), 6 (Pl. II), 6 et 14 (Pl. VI) ne reproduisent pas exactement les caractères de la préparation, et donnent fausement l'apparence d'un déplacement accidentel des éléments qui serait dû à l'action du microtome, tandis que les préparations permettaient de constater que les cellules étaient bien en place.

Fig. 4.— *Astacus fluviatilis*. Limite entre l'épithélium intestinal et le tissu conjonctif sous-jacent. On voit dans l'épithélium une cellule de remplacement : le noyau y est entouré d'une zone claire. Au-dessous de la membrane basale, sont dessinés trois noyaux du tissu conjonctif qui rappelaient beaucoup le noyau de la jeune cellule épithéliale par sa coloration (à l'hématoxyline), sa structure intime et ses dimensions.

Fig. 5.— *Idem*. Un noyau d'une cellule épithéliale auquel je compare le noyau de la figure 7 qui n'est pas encore entré dans l'épithélium.

Fig. 6. — *Idem*. Intestin moyen ; quatre noyaux en division directe (amitotique) ; quatre phases différentes.

Fig. 7.— *Idem*. Intestin moyen ; un noyau conjonctif repoussant la membrane basale ; au moment de passer dans l'épithélium. (V. fig. 5).

Fig. 8. — *Idem*. Noyaux du tissu conjonctif au repos : ils sont arrondis comme ceux des jeunes cellules de remplacement.

Fig. 9.— *Idem*. Un noyau d'une cellule de remplacement en division directe (amitose).

Fig. 10.— *Idem*. Coupe transversale de l'intestin moyen. Dans l'épithélium, et à sa base, on voit six cellules de remplacement. On remarquera surtout la région située immédiatement au-dessous de la membrane basale, d'ailleurs très mince. Parmi les noyaux du tissu conjonctif, il en est deux qui sont, eux aussi, entourés de la zone claire caractéristique des cellules de remplacement ; elles sont au contact de l'épithélium. (C'est à tort que l'ouvrier lithographe a figuré une cuticule qui n'existe pas dans l'intestin moyen).

Fig. 11. — *Idem*. Cinq jeunes cellules de remplacement.

Fig. 12.— *Eupagurus striatus*. Intestin terminal glandulaire. La membrane basale est déchirée, repoussée en dedans de l'épithélium par des cellules conjonctives dont trois possèdent une zone granuleuse qui entoure le noyau. C'est une véritable « poussée conjonctive ».

Fig. 13.— *Astacus fluviatilis*. Noyau situé très près de l'épithélium, contre la membrane basale qui est repoussée ; une zone claire l'entoure.

Fig. 14.— *Eupagurus striatus*. Intestin terminal. Le tissu conjonctif fait irruption dans l'épithélium, comme dans la figure 12.

PLANCHE II

Fig. 1.— *Diogenes varians*. Intestin terminal (I. h. Z ; ch. cl. L.). « Poussée conjonctive » dans l'épithélium.

Fig. 2.— *Paguristes*. Un acinus glandulaire de l'intestin (I. h. Z ; ch. cl. L.) Entre les deux grosses cellules, on voit une petite cellule de remplacement.

Fig. 3.— *Diogenes varians*. Intestin terminal. Le tissu conjonctif est très richement développé. Certains éléments de ce tissu forment les cellules basales de l'épithélium.

Fig. 4.— *Scyllarus arctus*. Epithélium du foie. Une division directe à la base de l'épithélium.

Fig. 5.— *Eupagurus*. Un globule du sang qui se trouvait dans un vaisseau.

Fig. 6.— *Acridium Ægyptium*. Rectum. (Hématoxyline. Eosine. I. h. Z ; chambre claire de Nacet). « Poussée conjonctive » dans l'épithélium ; un des noyaux conjonctifs est entouré d'une zone protoplasmique claire.

Fig. 7.— *Diogenes varians*. Rectum. Deux canaux glandulaires traversant l'épithélium cylindrique.

Fig. 8.— *Eupagurus striatus*. Coupe transversale d'un tube hépatique (Nacet : Obj. 6 ; ch. cl. L.),

Fig. 9.— *Diogenes varians*. Un acinus glandulaire.

Fig. 10.— *Eupagurus*. Cellules conjonctives géantes de l'estomac.

Fig. 11.— *Scyllarus arctus*. Intestin moyen. Clivage de la membrane basale.

Fig. 12.— *Idem*. Quatre noyaux de la membrane basale, dont le gauche, plus gros, fait saillie dans l'épithélium.

Fig. 13.— *Paguristes*. Cinq acini glandulaires intestinaux. On voit deux canaux excréteurs qui traversent l'épithélium.

PLANCHE III

Fig. 1. — *Diogenes varians*. Coupe transversale de l'abdomen.

a : Tissu glandulaire qui entoure ici en partie le diverticule intestinal *b*.

b : Diverticule intestinal qui se rapproche de l'intestin.

c : Intestin moyen ; région inférieure, assez près du niveau de l'intestin terminal.

Fig. 2. — *Idem*. Au-dessous de l'épithélium est dessinée une lacune ; au bas de la figure est représenté un acinus glandulaire isolé dont la section montre six cellules très nettes contenant chacune un noyau très sensible aux colorants.

Fig. 3. — *Idem*. Embouchure du diverticule *b* dans l'intestin moyen *c*. C'est la région la plus postérieure de l'intestin moyen, la limite même entre l'intestin moyen et l'intestin terminal.

Fig. 4. — *Eupagurus striatus*. Coupe transversale de l'intestin terminal. L'épithélium présente la cuticule caractéristique de l'intestin antérieur et de l'intestin terminal. Un acinus glandulaire isolé se trouve situé entre l'épithélium et la couche des muscles circulaires. En dehors de cette dernière, on voit un tissu glandulaire très riche qui entoure complètement l'intestin.

Fig. 5. — *Diogenes varians*. Coupe transversale de l'abdomen. A droite, la coupe a rencontré quelques tubes hépatiques ; à gauche, de nombreux acini qui représentent une des deux glandes abdominales (glandes coxales?).

Fig. 6. — *Idem*. Coupe transversale de l'intestin terminal, au-dessous de l'embouchure du diverticule.

a : Tissu glandulaire en plein développement.

c : Lumière intestinale.

d : Ovaire.

PLANCHE IV

Fig. 1. — *Scyllarus arctus*. Intestin terminal. Une cellule d'origine conjonctive arrivée à la place qu'elle doit occuper dans l'épithélium (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 2. — *Idem*. Coupe transversale totale de l'intestin terminal (contours dessinés à la chambre claire de Leitz).

Fig. 3. — *Idem*. La cellule conjonctive repousse l'épithélium.

Fig. 4. — *Idem*. La cellule conjonctive se frayant un chemin vers l'épithélium : la membrane basale est repoussée et déchirée par elle.

Fig. 5. — *Idem*. Ici il n'existe pas de membrane basale ; les cellules de l'épithélium chitinogène sont distinctes les unes des autres. On voit les fibres conjonctives qui pénètrent entre elles.

Fig. 6. — *Idem*. Une cellule conjonctive différenciée ; elle est plus grosse que les autres ; son protoplasme est granuleux, et son noyau présente les mêmes dimensions que les noyaux des cellules épithéliales.

Fig. 7. — *Idem*. Trois globules sanguins ; noyaux très colorés en bleu ; protoplasme en rose.

Fig. 8. — *Idem*. Noyaux de l'épithélium.

Fig. 9. — *Idem*. Coupe transversale dans l'intestin terminal ; les cellules conjonctives sont très nombreuses et très distinctes en cet endroit ; on en voit quelques-unes pénétrer à travers les cellules épithéliales, en même temps que les fibres conjonctives.

Fig. 10. — *Idem*. La cellule conjonctive entre dans l'épithélium.

Fig. 11. — *Idem*. La cellule conjonctive est entrée dans l'épithélium ; mais elle n'est pas encore orientée.

Fig. 12. — *Idem*. Noyaux du tissu conjonctif.

Fig. 13. — *Idem*. Deux cellules conjonctives passant dans l'épithélium.

PLANCHE V

Fig. 1. — *Eupagurus striatus*. Extrémité du diverticule intestinal. (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 1'. — *Idem*. Petites sphères plus ou moins granuleuses sécrétées par le diverticule. (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 2. — *Melolontha vulgaris*. Intestin. Entre la couche musculaire circulaire et l'épithélium, on voit deux petites cellules ovales dans lesquelles le noyau est entouré d'une zone protoplasmique claire; ces deux jeunes cellules repoussent la membrane basale, et sont sur le point d'entrer dans l'épithélium où on retrouve leurs semblables dans d'autres préparations.

Fig. 3. — *Hydrophilus piceus*. Coupe transversale de l'intestin moyen; à la base de l'épithélium, on voit six petites cellules; les noyaux de trois d'entre elles sont en contact avec la membrane basale (Figure empruntée à Frenzel [Arch. f. mikr. Anat. Tom. XXVI, 1886. Pl. IX, partie gauche de l'épithélium]).

Fig. 4. — *Astacus fluviatilis*. Une cellule isolée du foie (Nacht: Obj. 6; ch. cl. L.).

Fig. 5. — *Hydrophilus piceus*. Intestin moyen. Deux noyaux conjonctifs placés sous la membrane basale; un des deux est entouré d'une zone claire.

Fig. 6. — *Idem*. Noyaux conjonctifs en amitose, immédiatement au-dessous de l'épithélium.

Fig. 7. — *Idem*. Une cellule conjonctive au contact de la membrane basale qu'elle repousse vers l'épithélium.

Fig. 8. — *Idem*. Deux noyaux du tissu conjonctif sous-épithéliaux (ch. cl. L.). Par leurs dimensions et leur forme, ils ressemblent beaucoup aux noyaux des cellules épithéliales de la fig. 9.

Fig. 9. — *Idem*. Deux noyaux de l'épithélium intestinal.

Fig. 10. — *Idem*. Deux noyaux avec un nucléole très net dans chacun d'eux; ils résultent d'une division amitotique (directe) qui vient de s'effectuer.

Fig. 11. — *Eupagurus striatus*. Dissection de l'abdomen, qui a été ouvert par la face dorsale. Dans l'axe de la figure se trouve

l'intestin; celui-ci, à la limite du tiers postérieur, présente un renflement (E); c'est là que l'on voit déboucher un long diverticule terminé à son extrémité libre par une ampoule (A). A droite de l'intestin, sont dessinées les glandes: génitale (G) et hépatique (H).

Fig. 12. — *Hydrophilus piceus*. Coupe transversale de l'intestin moyen; une jeune cellule basale occupe le centre de la figure. (Figure empruntée à Frenzel: Arch. f. mikr. Anat. Tom. XXVI; 1886 Pl. IX; partie droite de l'épithélium).

Fig. 13. — *Melolontha vulgaris*. Intestin; trois grosses cellules épithéliales et une jeune cellule basale.

Fig. 14. — *Astacus fluviatilis*. Estomac d'un tout jeune individu; fixé encore aux pattes abdominales de la mère. La membrane basale est très peu nette; il y a, en certains endroits, continuité entre les éléments conjonctifs et les éléments épithéliaux.

Fig. 15. — *Melolontha vulgaris*. Intestin; deux jeunes cellules à la base de l'épithélium. Deux grosses cellules épithéliales contiennent des gouttelettes d'un beau noir et de toutes dimensions. [Le protoplasme, légèrement granuleux, des cellules épithéliales n'a pas été représenté].

Fig. 15 bis. — *Idem*. On voit de petites sphères contenant des granulations se séparer des cellules et tomber dans la lumière de l'intestin.

Fig. 16. — *Astacus fluviatilis*. Un très jeune individu récemment éclos. Foie. En *a*, on voit une cellule basale située dans l'épithélium d'un acinus; en *b*, une cellule conjonctive; en *c*, a lieu un clivage de la membrane basale. [La figure représente une partie de deux acini hépatiques (*a* et *c*), séparés par une fine couche conjonctive *b*].

Fig. 17. — *Idem*. *o*: une cellule hépatique basale en division.

p: un noyau d'une cellule épithéliale du foie.

q: un noyau conjonctif situé près de la membrane basale de l'épithélium.

Fig. 18. — *Ditiscus marginalis*. Un noyau en amitose dans la région médiane d'un cul-de-sac intestinal (glande en tubes). (Ocul.8; I.h.Z; ch.cl.L.).

Fig. 19. — *Melolontha vulgaris*. Intestin; l'épithélium présente des enclaves à l'extrémité supérieure des cellules. A sa base, est une

jeune cellule de remplacement ; une zone claire entoure son noyau. On remarquera la ressemblance qu'elle présente avec les cellules conjonctives placées au-dessous de la membrane basale dans la fig. 2.

Fig. 20. — *Idem*. Même légende que pour la fig. 15. En *a* on voit une seule cellule à la base de l'épithélium ; le sommet de la cellule épithéliale est occupé par des gouttelettes de dimensions différentes.

b : Sphérule dans une cellule : granulations + zone protoplasmique + une pseudo-membrane.

c : Sphérule au contact de la couche chitineuse de la membrane.

d : Sphérule avec gouttelettes dans une cellule épithéliale.

Fig. 21. — *Hydrophilus piceus*. Coupe transversale de l'intestin. Entre la couche des muscles circulaires et l'épithélium, se trouve une couche conjonctive avec des noyaux bien distincts. Au moment de la chute de l'épithélium, ces éléments conjonctifs se retrouveront en partie à la base du nouvel épithélium engendré par les glandes en tube (v. fig. 3 et 12 de cette Planche). Pour ne pas surcharger la figure, les muscles longitudinaux n'ont pas été représentés.

Fig. 22. *Melolontha vulgaris*. Hannelon. La cellule conjonctive sous-épithéliale montre une très grande ressemblance sur les deux cellules épithéliales basales de la fig. 15.

PLANCHE VI.

Fig. 1. — *Acridium Ægyptium*. Intestin. Passage du tissu conjonctif dans l'épithélium (Ch. cl. L.).

Fig. 2. — *Eupagurus*. Diverticule :

a : Une cellule épithéliale basale.

b et *c* : Noyaux du tissu conjonctif.

(Obj. I. h. Z.; ch. cl. L.).

Fig. 3. — *Idem*. Un noyau du tissu conjonctif.

Fig. 4. — *Idem*. Coupe transversale du diverticule (I. h. Z.; ch. cl. L.).

Fig. 5. — *Acridium Ægyptium*. Intestin. La membrane basale est déchirée par la « poussée conjonctive ».

Fig. 6. — *idem*. Un des noyaux conjonctifs est entouré d'une couche protoplasmique claire (I. h. Z.; ch. cl. L.).

Fig. 7, — 7' — 7". — *Locusta viridissima*; très jeune individu. Cellules dissociées de l'intestin terminal. On voit des noyaux sans zone protoplasmique, et d'autres qui sont entourés d'une couche plus ou moins développée de protoplasme (I. h. Z.; ch. cl. L.).

Fig. 8. — *Astacus fluviatilis*. Un globule faisant saillie dans la lumière intestinale.

Fig. 9, 11. — *Eupagurus striatus*. Coupe transversale du diverticule. Cellules conjonctives présentant une zone protoplasmique claire qui entoure le noyau et passant dans l'épithélium.

Fig. 10. — *Tenebrio molitor*. Intestin moyen de la larve. Figure empruntée à C. Rengel (Zeits. f. wiss. Zool. Tom. LXII; fasc. I). La membrane basale présente de nombreux replis; on la voit qui s'est écartée en certains endroits de la couche musculaire; on remarquera les cellules fusiformes conjonctives (*b*) placées entre la basale et la musculaire; elles viennent de faire leur apparition dans cette région, tandis que, au-dessus de la basale, quelques cellules se divisent pour donner naissance au futur épithélium de l'insecte parfait.

Fig. 11. — Voir la légende de la figure 9.

Fig. 12. — *Eupagurus striatus*. Un noyau conjonctif et un noyau épithélial (du diverticule) ayant entre eux une grande ressemblance (l. h. Z.; ch. cl. L.).

Fig. 13. — *Hydrophilus piceus*. Intestin (voir aussi Pl. V, fig. 5 et 7).

Fig. 14. — *Acridium Ægyptium*. Intestin. «Poussée conjonctive».

Fig. 15. — *Astacus fluviatilis*. Un noyau en mitose, tout près de la lumière intestinale (cas assez fréquent).

PLANCHE VII

Fig. 1.— *Acridium Ægyptium*. Intestin. « Poussée conjonctive » dans l'épithélium (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 2 et 3.— *Idem*. Noyaux de l'épithélium.

Fig. 4.— *Idem*. « Poussée conjonctive »; deux noyaux conjonctifs se trouvent déjà dans l'épithélium.

Fig. 5.— *Idem*. — Les éléments conjonctifs pénètrent dans l'épithélium.

Fig. 6.— *Idem*. Passage insensible du tissu conjonctif dans l'épithélium. A droite, on voit un nid de cellules de remplacement. (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 7 et 8.— *Idem*. Noyaux du tissu conjonctif.

Fig. 9.— *Idem*. Entre deux nids, le tissu conjonctif pénètre dans l'épithélium. Dans le nid de gauche, un noyau est en mitose. (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 10.— *Idem*. Véritable « fusée conjonctive ». Un noyau est représenté au moment même où il pénètre dans l'épithélium. (I. h. Z; ch. cl. L.).

PLANCHE VIII

Fig. 1. — Triton. Intestin. Passage du tissu conjonctif dans l'épithélium. (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 2 — *Idem*. Deux noyaux de l'épithélium en amitose.

Fig. 3 — *Idem*. Extrémité d'une saillie de l'épithélium; double rangée de noyaux.

Fig. 4. — *Idem*. Noyaux du tissu conjonctif. Le noyau (a) ressemble beaucoup au noyau (b) de la fig. 7 (cas très fréquent). (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 5. — *Idem*. Noyaux de l'épithélium. (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 6 — *Idem*. Trois noyaux du tissu conjonctif qui se sont rapprochés; ils rappellent beaucoup ceux de l'épithélium, et se distinguent, par contre, nettement des noyaux conjonctifs voisins.

Fig. 7. — *Idem*. Noyaux faisant partie d'une saillie épithéliale dans l'intérieur du tissu conjonctif. (V. fig. 4).

Fig. 8. — *Idem*. Noyaux conjonctifs très éloignés de l'épithélium; ils sont très petits (les comparer avec ceux de la fig. 4).

Fig. 9. — *Idem*. Cinq globules du sang. (I. h. Z; ch. cl. L.). Colorés au paracarmin de P. Mayer. Election intéressante: leur noyau est coloré en rouge grenat foncé et le protoplasme en jaune vieil or.

Fig. 10. — *Idem*. :

1 : Un noyau de l'épithélium en amitose.

2 : Un noyau à la limite du tissu conjonctif et de l'épithélium.

3 et 4 : Noyaux de l'épithélium. (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 11. — Une saillie épithéliale dans le tissu conjonctif; on remarque à gauche, et au contact de la saillie, deux noyaux ressemblant beaucoup à ceux qui sont à l'intérieur de celle-ci: la membrane limitant la saillie est très peu nette dans cette région.

Fig. 12. — *Idem*. Noyaux du tissu conjonctif situés très près de la saillie épithéliale de la fig. 11.

Fig. 13. — *Idem*. Coupe transversale de l'intestin. Immédiatement au-dessous de l'épithélium, on voit deux noyaux du tissu conjonctif distincts des autres par leur forme, qui rappelle celle des noyaux de l'épithélium.

PLANCHE IX

Fig. 1. — Vessie de mouton. Pas de membrane basale ; au-dessous de l'épithélium, on voit un nid de quatre petites cellules conjonctives, presque au contact de l'épithélium (I. h. Z ; ch. cl. L.).

Fig. 2. 4 6, 8, 9-12, 15-17. — *Idem*. Cellules épithéliales dissociées dans l'alcool de Ranvier. Certaines cellules contenaient deux noyaux (Fig. 4, 6, 15) ; toutes les formes si curieuses des cellules épithéliales de cet organe sont représentées, dessinées avec la chambre claire de Leitz.

Fig. 3. — Vessie de vache. Noyaux du tissu conjonctif ; deux d'entre eux sont en division amitotique.

Fig. 7, 7'. — Vessie de mouton. Passage d'une cellule conjonctive (a) dans l'épithélium vésical. On remarquera la forme en raquette de cette cellule, dont la partie antérieure est déjà dans l'épithélium, la partie postérieure étant encore dans le tissu conjonctif. La figure 7 est un agrandissement de la figure 7', qui a été dessinée avec la chambre claire de Leitz.

Fig. 13. — *Idem*. Noyaux de la région intermédiaire entre le tissu conjonctif et l'épithélium (I. h. Z ; ch. cl. L.).

Fig. 14. — Vessie de lapin. Pas de membrane basale. On passe insensiblement de la région conjonctive à la région de l'épithélium.

Fig. 18. — Vessie de mouton. Le noyau épithélial *b* a les mêmes dimensions et le même faciès que les noyaux conjonctifs *a*.

Fig. 19. — *Idem*. Noyaux du tissu conjonctif.

Fig. 20. — *Idem*. Noyaux de l'épithélium.

Fig. 21. — *Idem*. Passage insensible du tissu conjonctif à l'épithélium ; à la limite de ces deux régions, on voit un noyau en amitose (La région conjonctive n'ayant pas été bien représentée par l'ouvrier lithographe, j'ai cru devoir y effectuer quelques retouches).

PLANCHE X

Fig. 1 — **Utérus de souris blanche.** Eléments conjonctifs sous-épithéliaux dont l'un arrive au contact de l'épithélium dans lequel il passe. Dans cette région limite du tissu conjonctif, les noyaux se rapprochent beaucoup, par leur forme, des noyaux épithéliaux. (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 2. — **Utérus de cobaye.** Immédiatement au-dessous de l'épithélium, et en contact avec lui, on voit un élément conjonctif (a) présentant une ressemblance frappante avec les éléments épithéliaux. Le noyau est entouré d'une zone claire et d'une membrane. (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 3. — *Idem.* Passage d'un élément conjonctif (a) dans l'épithélium (I. h. Z; ch. cl. L.). On distingue très nettement la zone protoplasmique et la membrane décrite autour de l'élément (a) de la fig. 2.

Fig. 4. — **Utérus de souris blanche.** Deux éléments conjonctifs au contact de l'épithélium; le noyau de l'un d'eux est absolument de la même dimension que les noyaux épithéliaux. (I. h. Z; ch. L.).

Fig. 5. — **Vessie de vache.** Noyaux du tissu conjonctif sous-épithélial en amitose.

Fig. 6. — **Utérus de souris blanche.** Noyaux épithéliaux en mitose (?). La figure (c) est un agrandissement de la figure (b); elle représente un noyau dont la chromatine est pulvérisée. Stade qui précède la cinèse (?)

Fig. 7. **Utérus de souris blanche.** Mitose dans le tissu conjonctif (I. h. Z; ch. cl. L.).

Fig. 8. — **Vessie de mouton.** Cellules de l'épithélium dissocié.

Fig. 9. — **Utérus de cobaye.** Au-dessous de l'épithélium se trouve une assise d'éléments conjonctifs dont les noyaux ressemblent beaucoup à ceux de l'épithélium et qui ont une disposition quasi épithéliale.

Fig. 10. — **Utérus de souris.** Une mitose dans l'épithélium.

Fig. 11. — **Vessie de vache.** Cinq noyaux du tissu conjonctif.

Fig. 12. — *Idem.* Région intermédiaire entre le tissu conjonctif

(T) et l'épithélium (E). Les trois petites flèches indiquent cette région intermédiaire.

Fig. 13. — *Idem*. Deux cellules en raquette.

Fig. 14. — *Utérus de cobaye*. Un élément conjonctif au contact de l'épithélium ; faisant saillie dans son intérieur (I. h. Z ; ch. cl. L.).

Fig. 15. — *Utérus de souris blanche*. Une mitose dans le tissu conjonctif.

Fig. 16. — *Idem*. Quatre noyaux de l'épithélium (I. h. Z ; ch. cl. L.).

Fig. 17. — *Utérus de cobaye*. Cinq noyaux de l'épithélium (I. h. Z ; ch. cl. L.).

Fig. 18. — *Idem*. Noyaux conjonctifs profondément situés. Ils sont relativement très petits (I. h. Z ; ch. cl. L.).

Fig. 19. — *Utérus de vache*. Deux cellules en raquette situées au-dessous d'une même cellule.

Fig. 20. — *Utérus de souris blanche*. Noyaux de l'épithélium (I. h. Z ; ch. cl. L.).

Fig. 21. — *Idem*. Passage d'un élément conjonctif à extrémité effilée dans l'épithélium (I. h. Z ; ch. cl. L.).

Fig. 22. — *Utérus de souris*. Une mitose dans le tissu conjonctif.

Fig. 23. — *Utérus de cobaye*. Noyaux conjonctifs dans le voisinage de l'épithélium.

Fig. 24. — *Utérus de souris blanche*. Noyaux du tissu conjonctif (I. h. Z ; ch. cl. L.).

Fig. 25. — *Utérus de souris*. Au-dessous de la rangée *très régulière* des noyaux épithéliaux, et dans l'épithélium, on voit un noyau d'origine conjonctive ressemblant beaucoup aux noyaux sous-épithéliaux.

Fig. 26. — *Idem*. Une mitose dans l'épithélium.

Fig. 27. — *Vessie de lapin*. Séjour de 20 heures dans l'alcool au tiers ; pas de limite nette entre le tissu conjonctif et l'épithélium. Pénétration du tissu conjonctif dans l'épithélium.

PLANCHE XI.

Fig. 1. — *Rana*. Rectum. Noyaux de l'épithélium (I. h. Z. ; ch. cl. L.).

Fig. 2. — *Idem*. Duodenum. La membrane basale n'existe pas ici ; au-dessous de l'épithélium, on voit de nombreux noyaux ovales ou arrondis dans le tissu conjonctif ; cette région est le siège d'une multiplication par voie amitotique. On passe insensiblement de la zone conjonctive à la zone épithéliale (I. h. Z. ; ch. cl. L.).

Fig. 3. — *Idem*. Quatre noyaux du tissu conjonctif ayant acquis les dimensions des noyaux des cellules épithéliales : ces noyaux étaient situés dans le voisinage de l'épithélium (I. h. Z. ; ch. cl. L.).

Fig. 4. — *Idem*. En haut, on voit trois cellules épithéliales ; en bas, trois éléments conjonctifs. Entre les deux régions est dessinée une cellule passant du tissu conjonctif dans l'épithélium (I. h. Z. ; ch. cl. L.).

Fig. 5. — Cette figure est un agrandissement de la figure 4.

Fig. 6. — *Idem*. Rectum. Noyaux de la région intermédiaire (I. h. Z. ; ch. cl. L.).

Fig. 7. — *Idem*. Cinq noyaux de l'épithélium.

Fig. 8, 9. — *Idem*. Noyaux de la région intermédiaire.

Fig. 10. — *Rana*. Cinq globules du sang pris dans la région duodénale.

Fig. 11. — *Idem*. Noyaux conjonctifs situés loin de l'épithélium ; ils sont de petite taille et bien distincts des noyaux épithéliaux (I. h. Z. ; Ch. cl. L.).

Fig. 12. — *Rana*. Rectum. Noyaux du tissu conjonctif.

Fig. 13. — *Idem*. Cinq noyaux de la région conjonctive.

Fig. 14. — *Lacerta viridis*, jeune. Cinq globules du sang pris dans la région rectale.

Fig. 15. — *Idem*. Au sommet de la saillie formée par l'épithélium intestinal, on assiste au passage des éléments conjonctifs dans l'épithélium. Quelques globules du sang (au nombre de 6) se trouvent dans l'axe de la saillie (I. h. Z. ; ch. cl. L.).

Fig. 16. — *Idem*. Trois cellules conjonctives agrandies, situées dans la saillie.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
AVANT-PROPOS.....	9
INTRODUCTION.....	11
CHAPITRE PREMIER — TECHNIQUE.....	14.
CHAPITRE II. — HISTORIQUE.....	17
CHAPITRE III. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.....	35
CHAPITRE IV. — DIVISION CELLULAIRE.....	79
CHAPITRE V. — MEMBRANE BASALE.....	107
CHAPITRE VI. — SPÉCIFICITÉ CELLULAIRE ET SPÉCIFICITÉ DES FEUILLETS.....	115
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	134
LISTE DES ANIMAUX ÉTUDIÉS.....	137
BIBLIOGRAPHIE.....	138
EXPLICATION DES PLANCHES.....	144

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — Le liège et les tissus de cicatrisation.

Géologie. — Les Causses. — Histoire géologique. — Conditions physiques actuelles. — Régime hydrographique.

Vu et approuvé :

Paris, le 6 février 1900.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

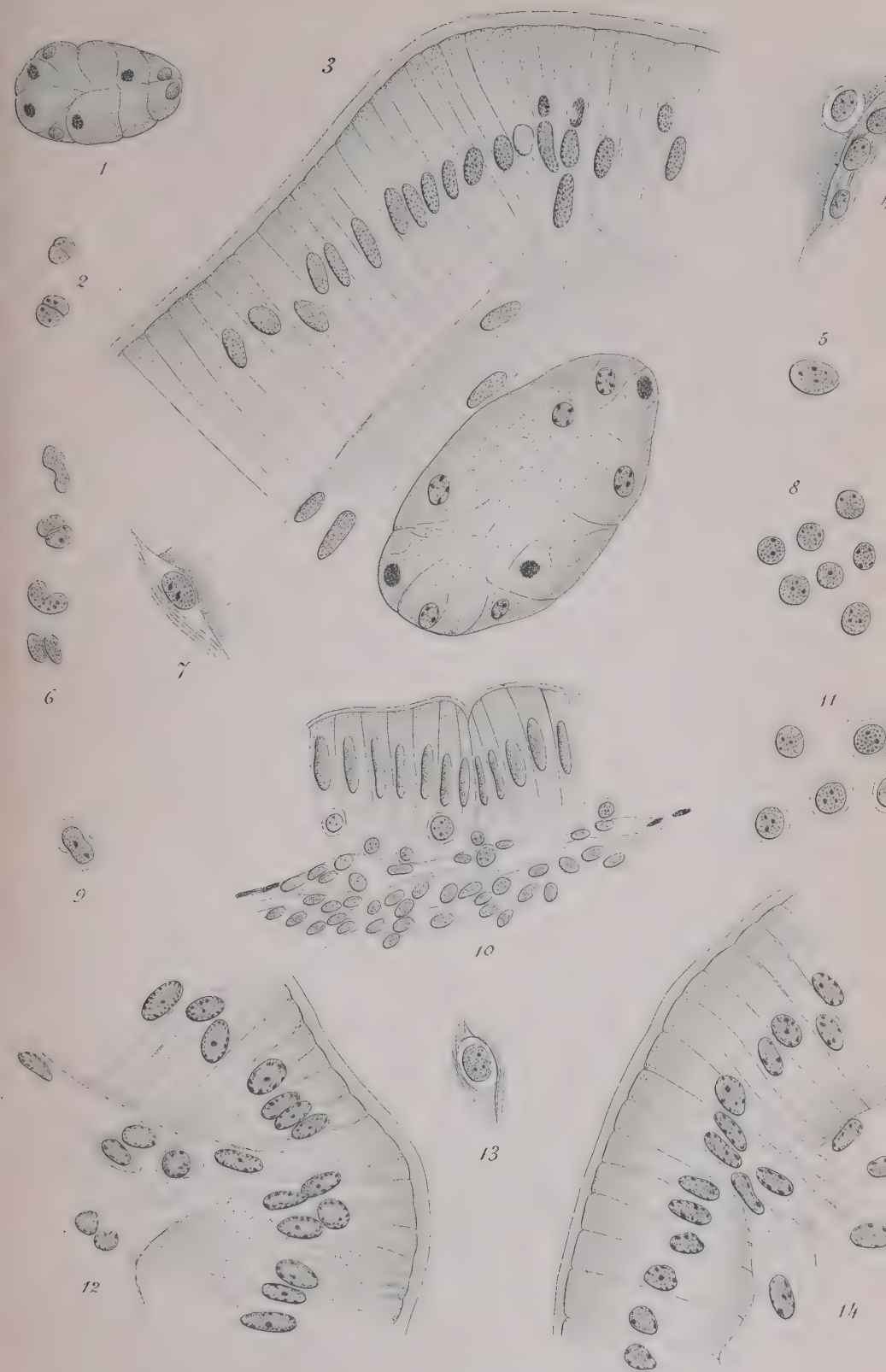
G. DARBOUX.

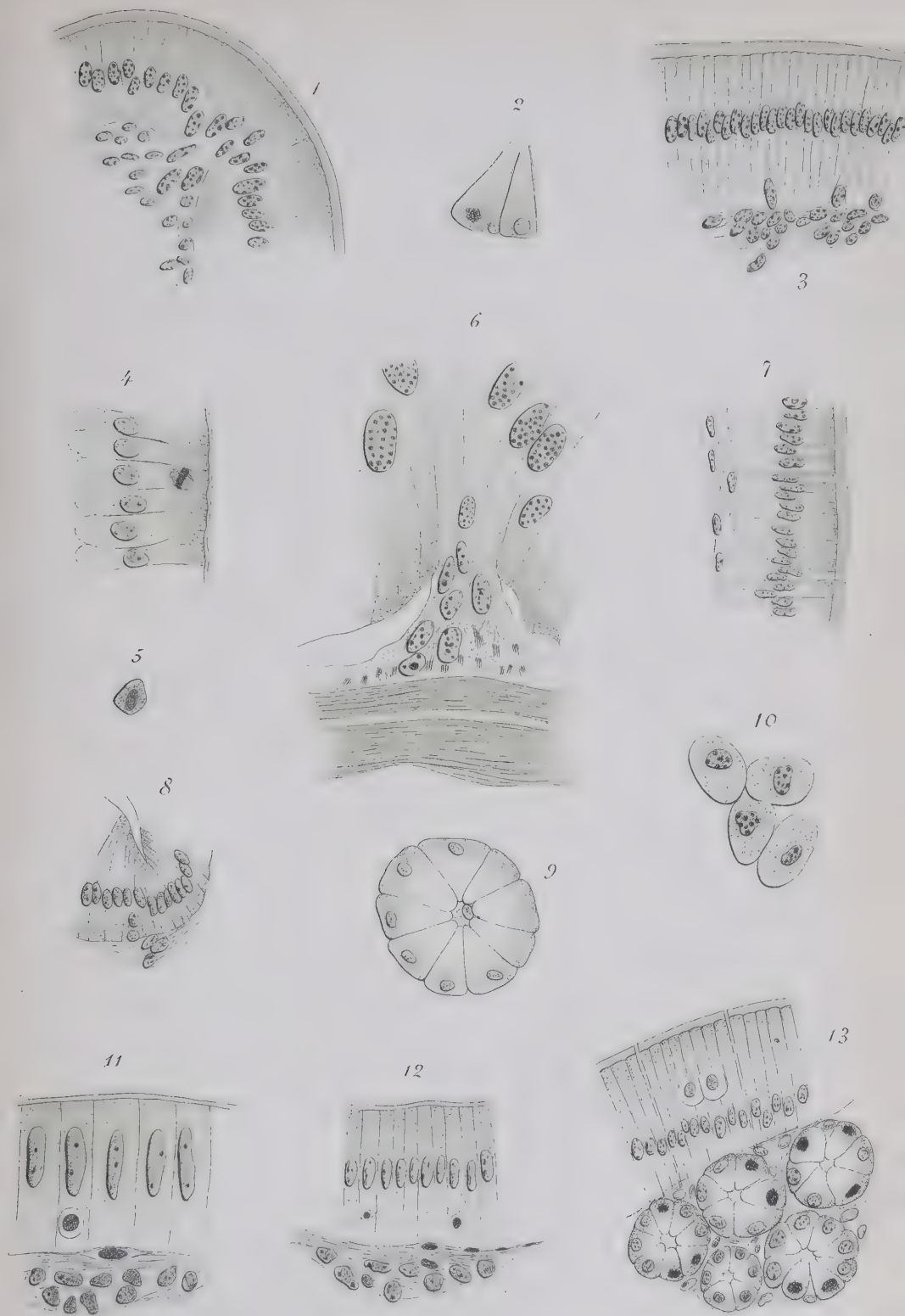
Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 7 février 1900.

LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

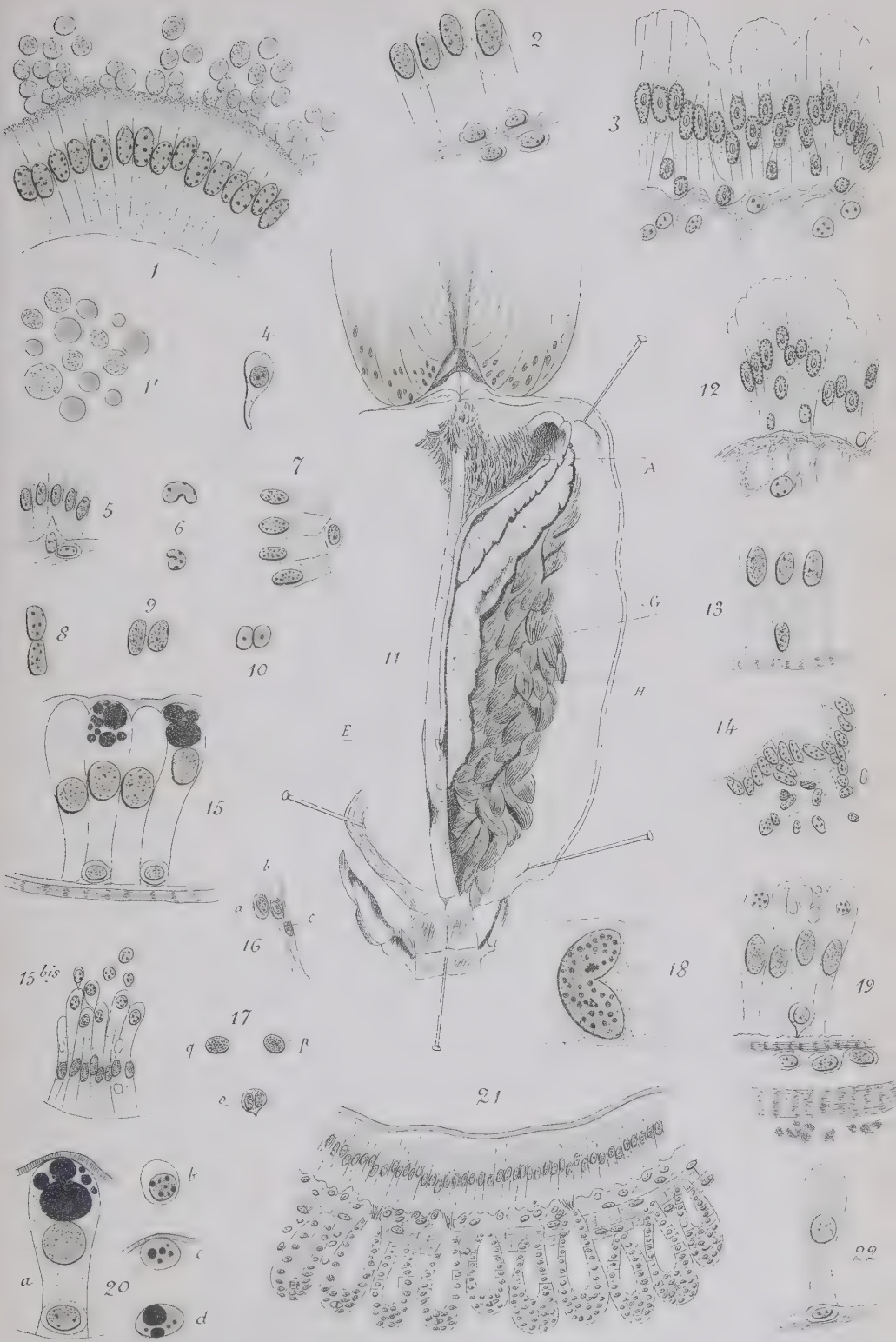
GRÉARD.







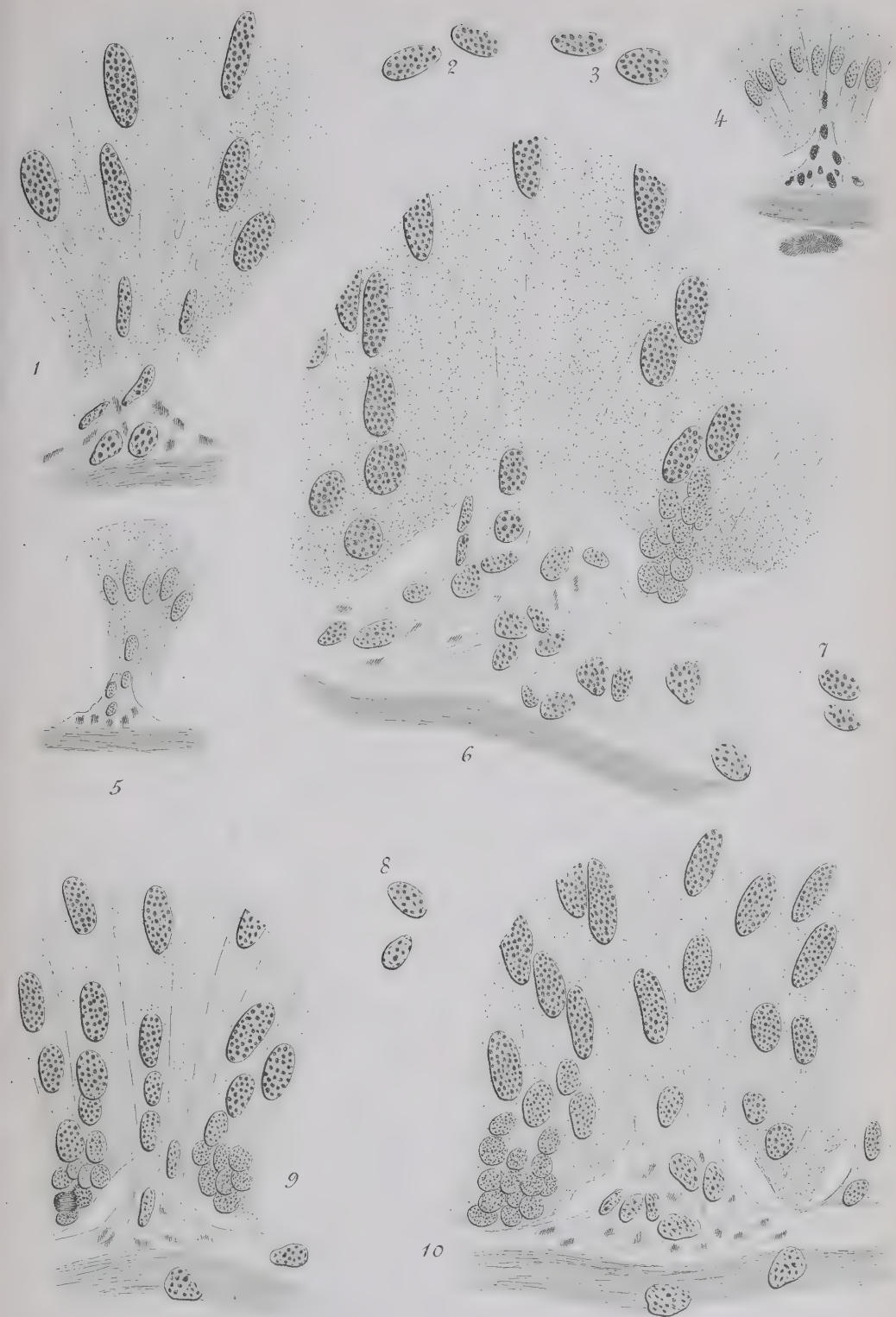


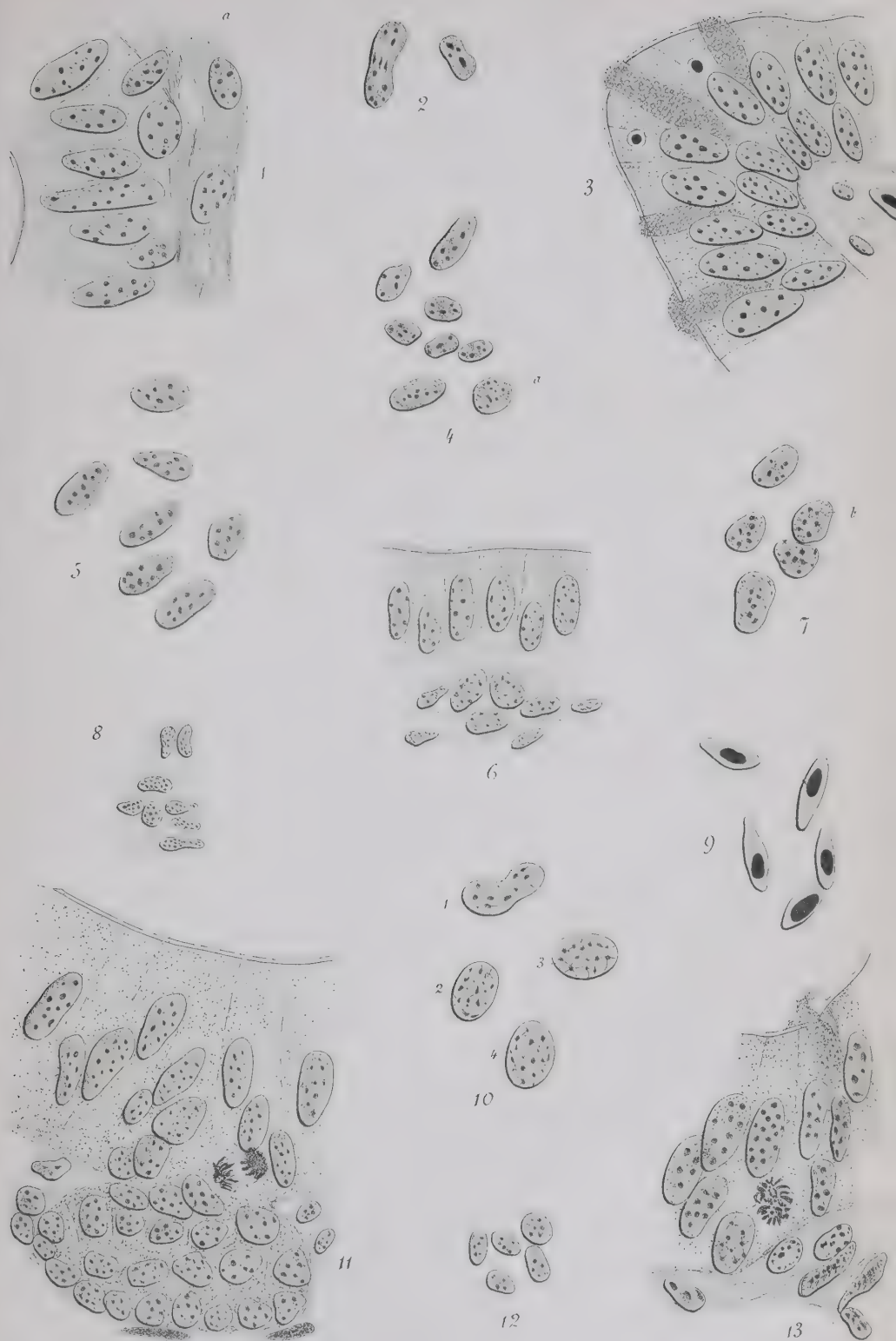


E. de Rouville del.

Lith. L. Combes, Montpellier.



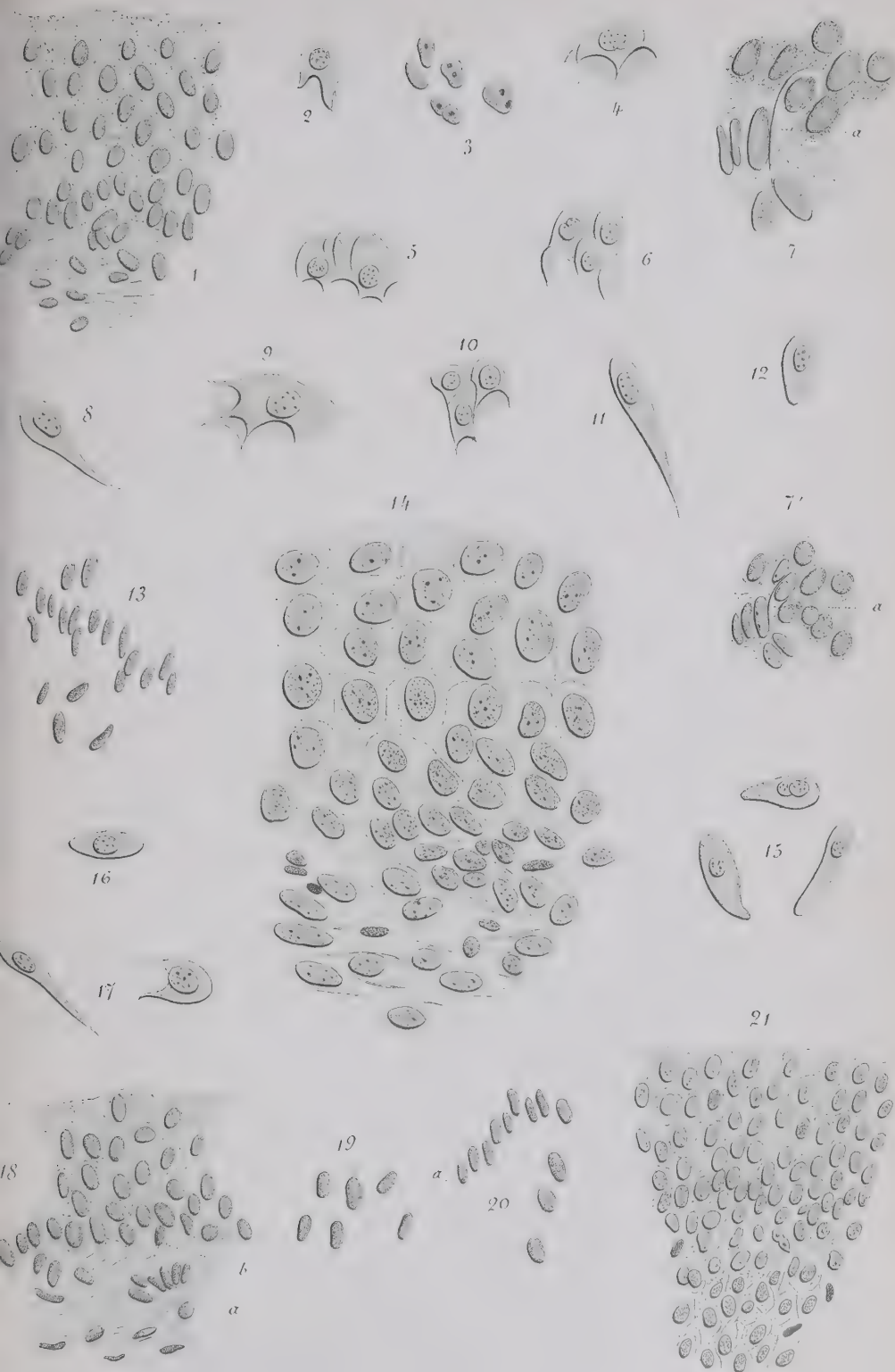


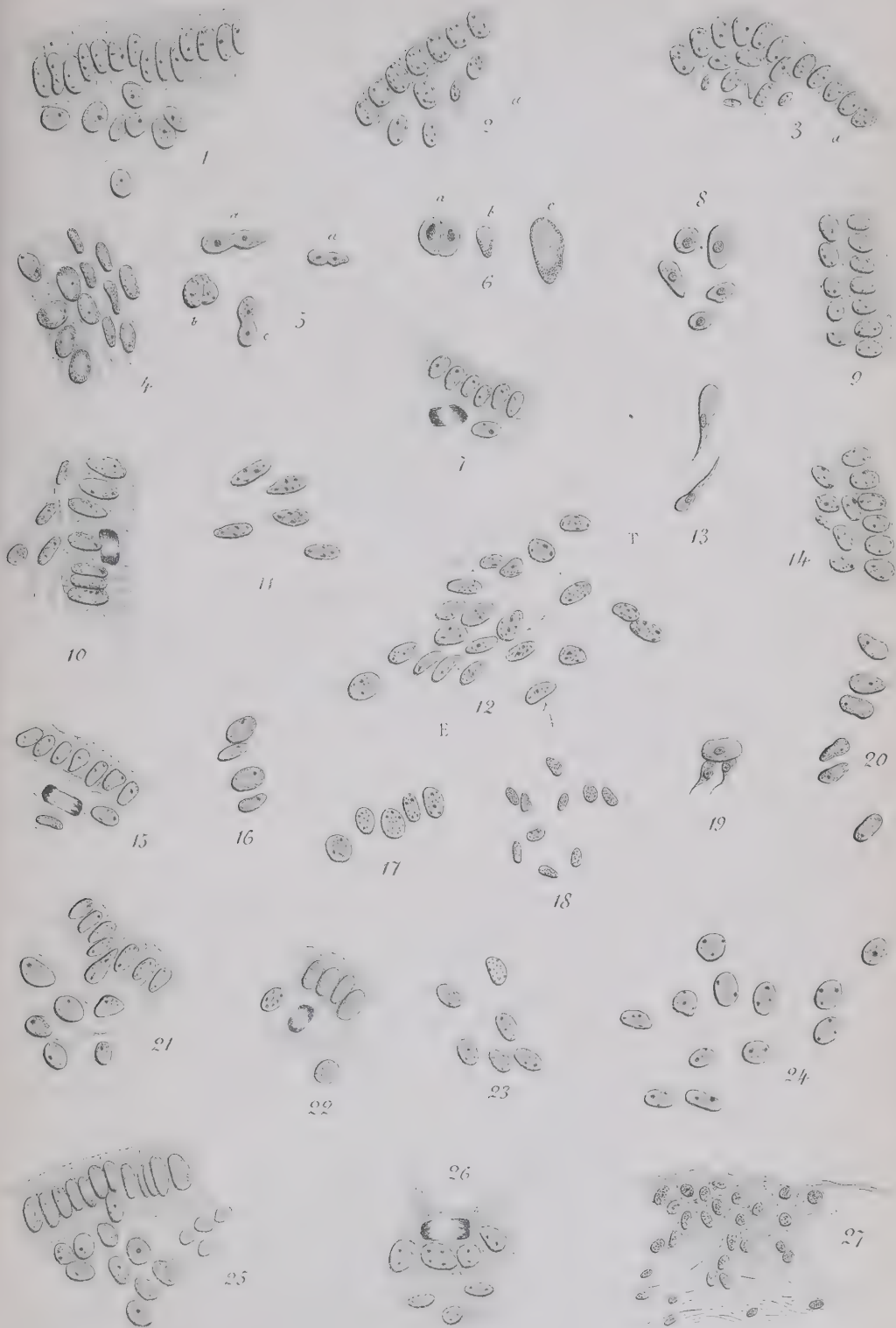


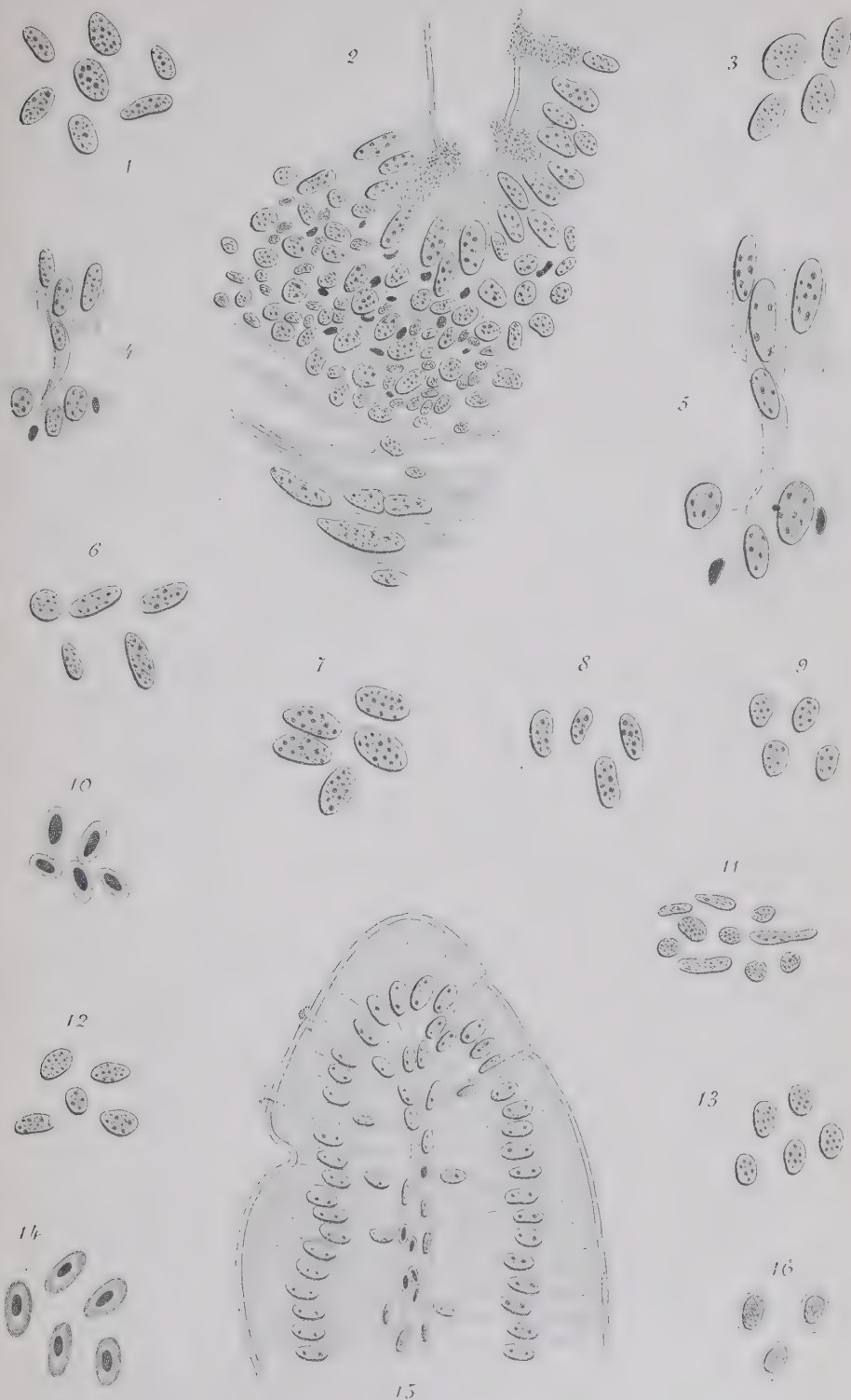
E. de Rouville, del.

Lith. L. Combes, Montpellier.

Trilon cristatus







3.H.96.
Du tissu conjonctif comme regen1900
Countway Library BDW8389



3 2044 045 550 894



3.H.96.
Du tissu conjonctif comme regen1900
Countway Library BDW8389



3 2044 045 550 894